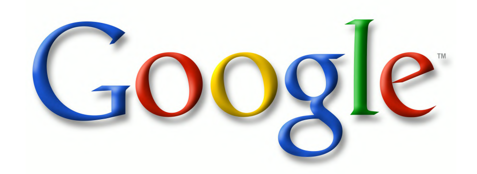



Princeton University Library
32101 074861699






Google

Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

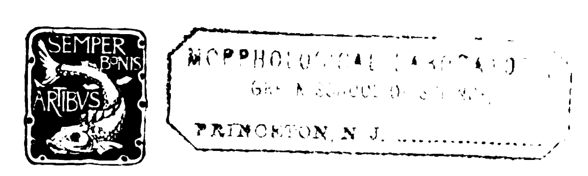
Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin — Prag

38. Band

Mit 15 Tafeln, 1 Kartenskizze und 108 Abbildungen im Text



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1918

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.
(Ausgegeben am 19. Oktober 1917.)

Abhandlungen: Seite

Kleinere Mitteilungen:

Nachrufe:

Besprechungen:

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 22. Februar 1918.)

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 27. April 1918.)

Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen.

Versuch einer Ableitung der Rhizopoden.

Durchgeführt mit Unterstützung der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien (Erträgnis der Ponti-Widmung).

Von
Adolf Pascher.

(Hierzu 65 Textfiguren.)

Inhalt.

I.
Einleitung.

Die vorliegende zusammenfassende Darstellung der Beziehungen zwischen den Flagellaten und Rhizopoden ist nicht ganz ohne äußeren Zwang geschrieben. Zunächst verdichteten sich entsprechend den immer mehr zunehmenden Tatsachen die Anschauungen in bestimmtester Form. Dann sehe ich mich aber auch gezwungen, gegen Doflein, der die bereits vor Jahren von mir ausgesprochene Auffassung der Rhizopoden als von den gefärbten Flagellaten abgeleiteter Organismen und die Ableitung der farblosen Flagellatenreihen von den gefärbten in der letzten Auflage seines Buches für sich in Anspruch nimmt, hier Stellung zu nehmen und darauf hinzuweisen, daß seine Darstellung bezüglich seines Anteiles völlig unzutreffend und irreführend ist. Ich bedaure diese Notwendigkeit um so mehr, als ich bereits seit zehn Jahren immer wieder meiner Anschauung festen Ausdruck gegeben habe.

Das Wesentliche dieser Schrift habe ich bereits in der Einleitung zu den „Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten“ [1]) gegeben. Schon hier sei bemerkt, daß nur e i n e der Möglichkeiten, die zur Ausbildung rhizopodialer Organisationen führten, besprochen wird. Mit dieser e i n e n Möglichkeit ist das Rhizopodenproblem noch nicht erschöpft, es wird Gelegenheit geben, auf andere Möglichkeiten hinzuweisen. Ich stehe darin in vollem Gegensatze zu Doflein, der seine eigenen, engen Erfahrungen in ihrer phyletischen Auswertung in einer Weise einseitig überdehnt, daß er damit nicht einmal den bereits vor ihm bestehenden Literaturangaben gerecht wird.

Hier soll nun an der Hand zahlreicher Tatsachen gezeigt werden, daß fast von allen Reihen gefärbter Flagellaten rhizopodiale Organisationen angegliedert werden, die schließlich morphologisch wie physiologisch mit Formen enden, die „echten“ Rhizopoden völlig gleich sind. Und verbunden damit, daß auch die echten Rhizopoden analoge Tatsachen aufweisen, ergibt sich die Möglichkeit, einen Teil der Rhizopoden auf Flagellaten zurückzuführen.

---

[1]) Dieses Archiv Bd. 36 S. 81.

Eigentlich wäre noch eine Supplementarbeit von zoologischer Seite nötig, denn als Botaniker befaßte ich mich nur mit den Flagellaten. Deshalb kommen auch hier die Tatsachen, die von den Flagellaten aus zu den Rhizopoden führen, zum Durchschlag, während die Tatsachen, die die Rhizopoden für unsere Anschauung in die Hand geben, nur schlaglichtartig gestreift werden. Mir persönlich fehlt die Übersicht und die Erfahrung, um dieses letztere Kapitel ausführlicher zu behandeln.

Das Meiste geht auf eigene Erfahrungen zurück, nur die Beobachtungen so ausgezeichneter Beobachter wie Klebs, Lauterborn, Scherffel, Iwanoff habe ich direkt übernommen; ich habe ihre Beobachtungen bestätigen können. Was von anderen Autoren herrührt, soll deshalb, weil es übernommen ist, noch nicht als bestätigt gelten, obwohl die Angaben oft sehr vertrauenswürdig sind. Da es nun nicht auf eine rein literarisch vollständige Zusammenstellung dessen, was für meine Anschauung spricht, ankommt, sondern mehr auf eine Darstellung des „wie ich es sehe“ — die phylogenetische Forschung ist ja die subjektivste —, so konnte ich mich, ohne ungerecht zu werden, fast durchgehends auf meine Erfahrungen und Beobachtungen, die seit 10 Jahren von mir vorgetragen werden, stützen. Viele von ihnen finden ja noch später eine eingehende Darstellung.

Nochmals sei betont, daß es sich um die Erörterung einer phylogenetischen Möglichkeit, für die viele Tatsachen sprechen, handelt. Diese Möglicheit hat einen gewissen Wahrscheinlichkeitswert — von Überzeugung hier zu sprechen, wie es Doflein tut, heißt der ganzen Sache von vorn herein bitteren Zwang antun. Ich hüte mich zu sagen, so ist es gewesen. Das sei ausdrücklich bemerkt! Es soll jeder, der phylogenetische Ableitungen versucht, zwei Masken haben: eine enthusiasmierte und eine skeptische. Nur ein gewisser idealisierender Enthusiasmus läßt uns die Fäden und Brücken zwischen den einzelnen Gruppen beleuchtet hervortreten, so daß sie klar und deutlich werden — er wirkt wie der Farbstoff in die Cytologie, der kaum bemerkbare Details grell und klar macht. Ein scharfer Skeptizismus mit Sinn für reale Wahrscheinlichkeitswerte schraubt dann die Lichter, die die verschiedensten Fäden und Brücken so schön beleuchteten, wieder soweit zurück, daß sie dann in jenen geheimnisvollen Dämmerschimmer zu liegen kommen, der uns alle derartigen Probleme seit Mosis Kosmogonie so anziehend macht.

Und alle manchmal im Eifer bestimmter aussehenden Wendungen sollen nicht vergessen machen, wie es eigentlich gedacht ist.

II.
Begriff der Rhizopoden.

Für gewöhnlich werden die Rhizopoden dadurch charakterisiert, daß sie im Gegensatz zu den Flagellaten, die Geißeln haben, Pseudopodien als Bewegungsorgane besitzen. Bereits seinerzeit habe ich mich indirekt [1]) gegen diese Charakterisierung ausgesprochen mit der ausdrücklichen Bemerkung, daß die rhizopodiale Organisation zunächst nur den morphologischen Ausdruck einer zumeist erst sekundären Anpassung an eine bestimmte Ernährungsweise darzustellen scheint.

Diese Ernährungsweise ist die animalische in der Weise, daß feste organische Körperchen in das Plasma aufgenommen und im Plasma verdaut werden. Das scheint unter allen Umständen die Rhizopoden zu charakterisieren, daß sie alle diese Ernährungsweise, und manchmal in verschiedenster Weise ausgebildet, besitzen. Dazu kommt noch ein negatives Merkmal: sie besitzen nicht wie die Flagellaten oder Ciliaten besonders differenzierte Geißeln oder deren Metamorphosen.

Der direkten Aufnahme fester Nahrung in das Plasma angepaßt finden wir die verschiedensten Einrichtungen: die unbestimmt oder lokalisiert gebildeten, zeitlich beschränkten oder dauernden Pseudopodien, Axo- und Rhizopodien. In all diesen Dingen haben wir sowohl in ihrer einfachsten wie in der kompliziertesten Form, zunächst nur, oft allerdings raffinierte, Einrichtungen für den Erwerb fester organischer Nahrung zu erblicken. So sind die Rhizopoden, nicht in Einklang mit ihrem Namen, durch zwei Momente gegen die anderen Protisten abgegrenzt: durch die Fähigkeit, feste organische Nahrung in sich aufzunehmen — dies kann allenthalben oder lokalisiert sein — und durch den Mangel von Geißeln und Cilien.[2])

Es ist ja wahrscheinlich, daß diese Art Nahrungserwerb für viele Formen nicht die einzige ist, sicher erfolgt auch die Aufnahme gelöster organischer Substanzen. Aber schon durch die Einstellung auf vorgebildete organische Substanz als Nahrung erweisen sich die Rhizopoden in ihren derzeitigen Formen als abgeleitete Organismen.

---

[1]) Pascher: Eine farblose rhizopodiale Chrysomonade (Ber. d. deutschen bot. Ges. 1912 (XXX) S. 158. — Dasselbe auch Arch. f. Protistenk. 1912 (XXV) S. 167.

[2]) Die mehr negative Charakteristik der Rhizopoden betont auch Hartmann in seinem Aufsatze Rhizopoden im Handwörterb. d. Naturwiss.

Es scheint nicht richtig zu sein, wenn in vielen Übersichten und Charakteristiken der Rhizopoden, die sich sogar in den neuesten Lehrbüchern finden, entweder nur die von den Geißeln der Flagellaten verschiedenen Bewegungsorgane, die Pseudopodien, als ausschlaggebendes Merkmal hervorgehoben werden oder in der Definition immer zuerst die Lokomotion und dann erst in zweiter Linie die animalische Ernährung der Rhizopoden betont wird. Beides ist ja gleichsinnig bedingt durch die nackte Oberfläche.

Gewiß zeigen die Rhizopoden — ihr Name ist genau so irreführend als wie die Namen Heterokontae, Isokontae, Quadrupeda, Deka-, Okta- und Hexapoda, falls man nur das im Namen gelegene Merkmal als das bedeutsamere vorstellte, ohne zu bedenken, daß die eigentlichen Merkmale ganz wo anders liegen — Lokomotion mittels dieser „wurzelartigen“ [1]) Fortsätze bei vielen, gewiß nicht bei allen, aber sie stellt ja nicht das Hauptmerkmal dar und auch meist gar nicht die Hauptfunktion der Pseudo-, Axo- und Rhizopodien.

Es sei wiederholt: von den anderen Protisten unterscheiden sich die Rhizopoden zunächst durch das frei daliegende Plasma und die direkte Aufnahme organischer fester Körperchen, wobei die Betonung auf das frei daliegend (strömend) gelegt sei, und den Mangel an Cilien und Geißeln.

So gibt der vertraut gewordene Name „Rhizopoden“ gar nicht wesentlich Charakterisierendes wieder, so wenig wie die analog gebildeten Namen aus der Pflanzen- oder Tierkunde; wenn auch der Name natürlich beizubehalten ist, so soll seine Verwendung nicht die Folge haben, daß er immer wieder zu nicht ganz zutreffenden Charakteristiken Anlaß gibt.

So ist ja auch der Name Plasmodroma, den Doflein für Flagellaten, Rhizopoden und Sporozoen braucht, nicht sehr glücklich: zunächst laufen die Flagellaten nicht mit ihren Geißeln und dann ist es gar nicht die Mitfunktion der verschiedenen „—podien“ als Lokomotionsorgane, die die Rhizopoden ausschlaggebend charakterisiert.

Auch sachlich, es sei gleich hier erwähnt, ist die Aufteilung der Protisten in zwei Unterstämme nicht befriedigend. Durch die Einteilung der Protisten in I. Plasmodroma (Flagellaten, Rhizopoden

---

[1]) Es ist schwer zu verstehen, wie dieser Ausdruck, der auch morphologisch fast kein Äquivalent hat, immer wieder verwendet wird. Auch bei Doflein, Lehrbuch IV. Aufl., S. 657, findet er sich.



und Sporozoen) und II. Ciliophora (Ciliata und Suctoria) wird der Abstand zwischen Flagellaten und Rhizopoden einerseits und Ciliaten und Suctorien andererseits künstlich erweitert, wobei die Ciliaten sehr hart wegkommen. Gewiß beginnt man jetzt gerade erst zu ahnen, in welcher Beziehung die Ciliaten zu den Flagellaten und Rhizopoden stehen. Aber daß solche Beziehungen bestehen, wird doch immer klarer. Vor allem scheint die Cilie der Ciliaten doch in genetischer Beziehung zur Geißel zu stehen. Es gehen die Unterschiede zwischen Cilie und Geißel schließlich doch darauf zurück, daß erstere immer in einer Vielheit tätig ist und als Einzelorgan kaum vortritt, letztere dagegen mehr als „Einzelorgan" arbeitet,[1]) was erstere nicht tut.

III.

Die Entwicklung rhizopodialer Organisationen aus den Flagellatenreihen.

Faßt man die Rhizopoden, wie es eben geschah, in der Weise präzisiert zusammen, daß man die animalische Ernährung in der Form direkter Aufnahme fester organischer Körperchen ins nackte Plasma und den Mangel der Geißel oder Cilien als Bewegungsapparate als Hauptmerkmale betrachtet, und die Lokomotionsfähigkeit der Rhizopoden mittels der verschiedenen „—podien" als Nebenmerkmal, beides jedoch bedingt durch die nackte Oberfläche, so ergibt sich die Möglichkeit, das Problem der Herkunft der Rhizopoden, ihre Beziehung zu anderen Protisten, wenigstens teilweise vergleichend morphologisch anzugehen.

Der Umstand, daß man aber die Lokomotion mittels der Pseudopodien als „Haupt"merkmal vorschob, hat direkt lähmend gewirkt und zu nicht sehr erfolgreicher Spekulationen über die Genese der Geißeln aus Pseudo-Rhizo- oder Axopodien geführt. Es soll gar nicht geleugnet werden, daß möglicherweise die Geißel auf ähnliche Weise entstanden ist, es ist zum mindestens vorstellungsmäßig nicht

---

[1]) Wenn Doflein in seinem Lehrbuch IV. Aufl. S. 40, sagt, daß Cilien, ähnlich denen der Ciliaten, auch bei *Vaucheria* (wohl bei den Synzoosporen) vorkommen, so ist das sehr irrig. Es sind das richtig gehende Geißelpaare, das zeigen schon Strasburger's Bilder klar. Bei den Botaniken wird übrigens Cilie und Geißel durcheinander gebraucht, so spricht man auch von Cilien der Schwärmer.



durchwegs ablehnbar[1]) — aber dieses Spezialproblem hat mit der Frage nach den genetischen Beziehungen der Rhizopoden nichts direkt zu tun, denn die Frage lautet ja: ergeben sich aus den bei den einzelnen Protisten realisierbaren Entwicklungsmöglichkeiten Gesichtspunkte, die uns auf bestimmte genetische Beziehungen zwischen den jetzt existierenden Protisten, in diesem Falle Rhizopoden einerseits und den Flagellaten und Ciliaten andererseits, hinführen.

Diese Frage muß mit ja beantwortet werden, es ergeben sich zwischen Flagellaten und Rhizopoden so viel ineinander überleitende Momente, daß wir die Rhizopoden, wie ich bereits lange vor DOFLEIN behauptete, was er in seiner letzten Lehrbuchauflage verschweigt, als abgeleitete Organismen betrachten müssen, die wir mit all der Vorsicht, die bei phylogenetischen Schlüssen überhaupt am Platze ist und mit einer ausdrücklicheren, bei phylogenetischer Beweisführung mehr als sonst notwendigen Betonung des bloßen Wahrscheinlichkeitswertes — zum Teil auf die Flagellaten zurückführen, sie zum Teil als Abkömmlinge der Flagellaten bezeichnen müssen.

Wir müssen sie auffassen als sekundär rhizopodial gewordene Seitenreihen der Flagellaten, die sich morphologisch wie physiologisch, nicht mit einem Sprunge, sondern allmählich auf das animalische Leben in der angegebenen Form eingestellt haben.

So wird die Aufgabe folgendermaßen sein: nachzuweisen, daß heute noch in fast allen den Flagellatenreihen rhizopodiale Bildungen vorhanden sind, teilweise vielleicht kaum angedeutet, dann aber durch eine Kette vermittelter wie vermittelnder Formen bis zu völlig rhizopodialen Organisationen führend, die in ihrer Höhe den echten Rhizopoden gleichkommen oder gar Typen darstellen, die bei diesen nicht realisiert sind; weiter Formen nachzuweisen, die zwischen Flagellaten und Rhizopoden stehen; und schließlich zu zeigen, ob ähnlich wie die Algen, die Rhizopoden nicht flagellatenartige Schwärmer bilden.[2]) Können wir diese drei Fragen beantworten, dann können wir möglicherweise aus den derzeit bestehenden Verhältnissen versuchen, phylogenetische Beziehungen in bestimmter Richtung anzunehmen. Und dann allerdings mit großer Vorsicht an-

---

[1]) Es sei hier jedoch auf die im Gegensatz dazu stehende, durch Beobachtungen gestützte Theorie SCHAUDINN's hingewiesen, der die Geißel in genetischen Zusammenhang mit der Centrodesmose bringt (vgl. auch PROWAZEK und HARTMANN darüber.

[2]) Letztere Aufgabe ist ja teils gelöst: wir kennen Rhizopodenschwärmer; teils ungelöst: wir kennen sie nicht genau, lange nicht so gut wie die Algenschwärmer: es macht den Eindruck, als hätten die Zoologen bis auf wenige: HARTMANN, LÉGER ihre Wertigkeit nicht sehr geachtet. Auch die Figuren zeigen dieses.



nehmen, daß die tatsächliche phylogenetische Entwicklung möglicherweise einen analogen Weg gegangen sei, zum mindesten aber sagen, daß diese Möglichkeit, für uns nach den derzeitigen Kenntnissen am leichtesten vorstellbar sei. Nicht mehr, trotz der manchmal im Eifer bestimmteren Diktion im Texte!

Es muß für das Problem der Rhizopoden allseitig von großer Bedeutung sein, wenn es gelingt, nachzuweisen, daß bei einer anderen Reihe der Protisten fakultativ oder dauernd diejenige Ernährungsweise vorkommt, die die Rhizopoden charakterisiert und die als „animalisch" bezeichnet wird. Dieser Nachweis aber ist bereits lange erbracht, wenigstens für die fakultative Ernährung. Schon aus den ältesten wissenschaftlichen Untersuchungen über Flagellaten ergibt sich die Tatsache, daß hier auch Formen vorkommen, die sich auch animalisch ernähren können. Aber erst in letzter Zeit wurden Formen bekannt, die sich auf diese Ernährung so völlig eingestellt haben, daß sie vorübergehend oder dauernd völlig rhizopodial werden. Es sind hauptsächlich Klebs, dann aber Scherffel, Lauterborn und ich gewesen, die diesen letzteren Formen mehr Aufmerksamkeit geschenkt haben.

Was in dem folgenden Kapitel versucht wird, ist, einen Überblick über jene Flagellaten zu geben, die eine allmählich zunehmende animalische Ernährung aufweisen: animalische Ernährung, die mit gelegentlicher Aufnahme des im übrigen völlig monadoiden Flagellatenkörpers beginnt und mit einer solchen Anpassung an diese Ernährung endet, daß der Organismus völlig „rhizopodial" geworden ist und in manchen Fällen aus einzelnen Details „gerade noch" die Zugehörigkeit zu den Flagellaten erkennen läßt.

Eine solche allmählich zunehmende Betonung der animalischen Lebensweise, die durch stufenweise aneinanderreihbare, sich allmählich immer mehr und mehr ausprägende rhizopodiale Organisationen zu erkennen gibt, lassen alle Flagellatenreihen erkennen.

Es kann nun nicht die Aufgabe sein, hier alle bekannt gewordenen Fälle animalischer Ernährung bei den Flagellaten aufzuführen und für alle Reihen gleichmäßig wiederzugeben. Es sollen nur aus allen Reihen markante Beispiele gegeben werden.

Es hat sich herausgestellt, daß die frühere Anordnung, den gefärbten Flagellatenreihen, die farblosen voranzustellen, nicht mit den natürlichen Verhältnissen übereinstimmt. Ganz analog zu dem, was wir über das Verhältnis farbloser zellulärer Pflanzen zu den

gefärbten wissen — und alles was wir wissen, läßt erstere (vgl. Algen und Pilze) als die abgeleiteten erscheinen — können auch die farblosen Flagellaten in ihrem Verhältnisse zu den gefärbten betrachtet werden. Und ich habe in Konsequenz daran bereits **1914** sowohl im allgemeinen Teil meiner Süßwasserflora Bd. I S. 12 sowie im Aufsatze „Über Flagellaten und Algen", Ber. d. deutschen bot. Ges. **1914** (XXXII) S. 138 die farblosen Flagellatenreihen als abgeleitet angesprochen. In einem Aufsatze „Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen" (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXXIV (1916) S. 440 habe ich diese Ansicht noch näher begründet. Es sei auf diesen Aufsatz verwiesen. Zu ähnlichen Konsequenzen kommt auch DOFLEIN in der letzten Auflage seines Lehrbuches.[1])

Weil eben die gefärbten Flagellaten gegenüber den farblosen — es soll ja noch später darauf eingegangen werden — primärer sind, deshalb sollen auch zunächst erst die markanten Fälle animalischer Ernährung bei den gefärbten Flagellatenreihen besprochen werden und zwar in der Reihenfolge zunehmender rhizopodialer Organisation.

1.

Rhizopodiale Entwicklung bei den gefärbten Flagellaten.

A. *Die Verbreitung der animalischen Ernährung bei dauernd monadoiden gefärbten Flagellaten.*

Animalische Ernährung findet sich, so seltsam es klingen mag, fast bei allen Reihen der gefärbten Flagellaten. Die Reihen, bei denen wir sie nicht kennen, sind entweder wenig erforscht oder bestehen nur aus wenigen Gliedern — aber selbst dort finden wir animalische Ernährung entweder an den farblosen monadoiden Gliedern dieser Reihe, oder es finden sich vorübergehend völlig rhizopodiale Stadien bei ihnen.

---

[1]) Nur lag die Sache bereits klar ausgesprochen vor und geht wohl nur für DOFLEIN allein auf seine „eigenen neuen Untersuchungen" zurück. — Deshalb beginnt auch mein oben erwähnter Aufsatz „Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen" (1916) mit: Im folgenden handelt es sich nicht um neue Ideen, sondern nur um die konsequente Anwendung einer Behandlungsweise für die gesamten Flagellaten, die man bereits für einzelne Flagellatenreihen zum Zwecke einer natürlicheren Gruppierung benutzt hat. — (Im Texte nicht gesperrt.) DOFLEIN übersieht völlig, daß ich den gleichen Gedanken bereits 1914 zweimal geäußert habe, und nimmt diese Erkenntnis wieder für sich in Anspruch.



Die gefärbten Flagellaten zerfallen in einige Reihen.[1]) Es sei hier jene Übersicht gegeben, die ich meinem System der Flagellaten und Algen (Ber. d. deutschen bot. Ges. XXXII, 1914 S. 136) anfügte, und die ich für jene Protistologen, die die Flagellaten gerne für sich allein, ohne mit den Algen, die auf ihnen wurzeln, behandeln, nochmals im Aufsatze „Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen“ dieselben Berichte XXXIV (1916) S. 446 gab.

Meine Anordnung der Flagellaten ist folgende.

Gefärbte Flagellaten, in einzelnen Gliedern farblos, saprophytisch, parasitisch und animalisch geworden.

- **Phaeomonadinae** Pascher
  - ***Chrysomonadinae*** Stein em., Klebs
    - (*Silicoflagellatae* Borgert)
    - (*Coccolithophoridae* Lohmann)
  - ***Heterochloridales*** Pascher
- **Pyrrhomonadinae** Pascher
  - ***Desmomonadales*** Pascher
  - ***Chryptomonadinae*** Stein em., Pascher
  - ***Dinoflagellatae*** Stein
  - ***Cystoflagellatae*** Haeckel
- **Eugleninae** Blochmann
- **Chloromonadinae** Klebs
- **Volvocales** (Phytomonadinae Blochmann)[2])
- derzeit noch wenig bekannte gefärbte Flagellaten, die noch völlig isoliert dastehen.

Farblose, saprophytisch, parasitisch und animalisch gewordene Flagellaten, ohne sicher erkennbaren Anschluß an gefärbte Formen.

- Protomantiginae
- Distomatinae
- Pantostomatinae

} künstliche Reihen

---

[1]) Die Reihenfolge der gefärbten Reihen, die Doflein in seinem Lehrbuche IV. Aufl. gibt, ist nicht neu; gegen die *Cystoflagellatae* und *Dinoflagellatae* als eigene Ordnungen habe ich mich bereits im allgemeinen Teil zu den Flagellaten meiner Süßwasserflora Bd. I S. 20 1914 energisch ausgesprochen. Die Reihenfolge, die Doflein gibt, findet sich, nur noch mehr präzisiert — Doflein behandelt nicht alle Flagellatenreihen — in meinem oben zitierten Aufsatz S. 158 vom Jahre **1914**.

[2]) Hier konnte ich keinen Autor sicherstellen. Bei der zweiten Gruppe wären noch die Hypermastiginen anzugliedern. Da ich der Überzeugung bin, daß jedes System der farblosen Flagellatenreihen wegen ihres abgeleiteten Charakters nicht nur künstlich, sondern sogar gekünstelt ist, so begreife ich eigentlich die vielen Versuche von Seite der Zoologen nicht. Es lassen sich nur einige wenige „einheitlich aussehende“ Gruppen erkennen. — Der Fall liegt ganz so wie bei den *Fungi*

Besonders klar liegen die Verhältnisse dort, wo der Protoplast der Monade nicht von einer derben Hülle, die entweder dem Protoplast selbst angehört, oder scharf von ihm abgesetzt erscheint, umgeben ist. In diesem Falle kann ja fast jede Stelle des Protoplasten, falls überhaupt animalische Ernährung vorkommt, feste organische Partikelchen aufnehmen. Klar gibt das wieder eine Figurenserie verschiedener Chrysomonadinen (Fig. 1) wieder. Fast an allen Stellen kann Nahrung aufgenommen werden. Bei den Cryptomonaden

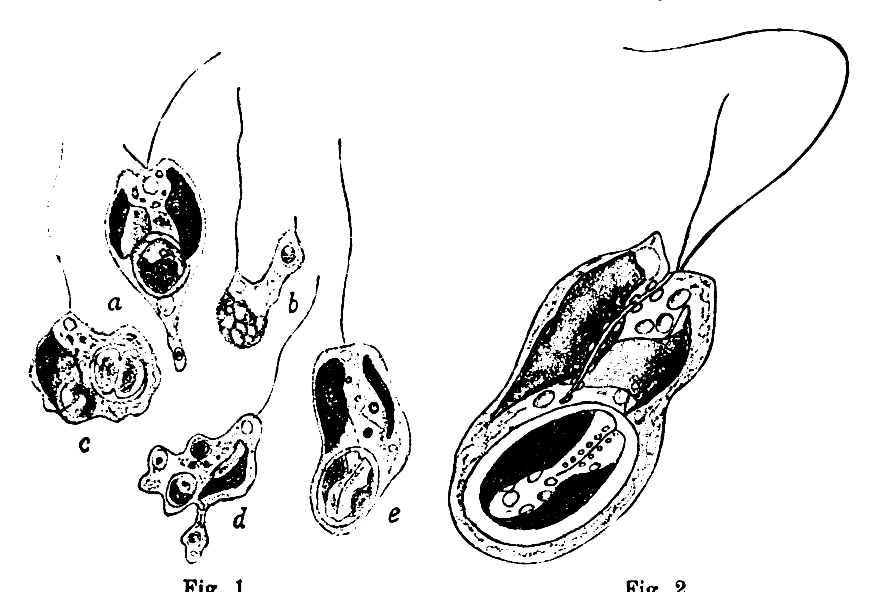


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Animalische Ernährung bei verschiedenen Chrysomonaden.
a) *Ochromonas mutabilis* Klebs; b) *Chrysapsis sagene* Pascher; c) *Chromulina ovalis* Klebs; d) *Chromulina* spec.; e) *Chromulina flavicans* Klebs. (Orig.)

Fig. 2. Eine der riesigen marinen Cryptomonaden (*Cryptochrysis gigas* Pascher). Basalende mit einer aufgenommenen kleinen *Cryptomonas*. (Orig.)

wird, wenn überhaupt, die Nahrung, speziell wenn große Organismen (Fig. 2) aufgenommen, mehr dem Basalteil einverleibt. Nackte Peridineen[1]) nehmen (Fig. 3) organische Nahrung allenthalben auf, beschalte strecken die Pseudopodien bei den übereinandergreifenden Schalenrändern heraus.

---

imperfecti in der Botanik — Organismen, die durch völlige Einstellung auf eine bestimmte Lebensweise ihren Anschluß ganz verloren haben!

[1]) Vgl. auch Dangeard: La nutrition animale des Perid. Le Botaniste Ser. 3 1892.

Ist eine dicke Hülle vorhanden, so wird dieselbe oft durchbrochen, das geschieht nicht selten bei den Eugleninen (Fig. 4).

Nun bleiben aber viele gefärbte wie ungefärbte Flagellaten nicht bei dieser lokal unbestimmten wie bloß gelegentlichen Ausbildung von Pseudo- oder Rhizopodien stehen; eine ganze Reihe hat ganz bestimmte, räumlich fixierte wie morphologisch vorgeschrittene, rhizopodiale Einrichtungen getroffen, die oft fast Höchstleistung in dieser Richtung darstellen. Von einfachen Formen seien hier nur einige Beispiele erwähnt. Die von Scherffel entdeckte interessante *Poteriochromonas* (Fig. 5) bildet immer am Vorderende ein einziges,

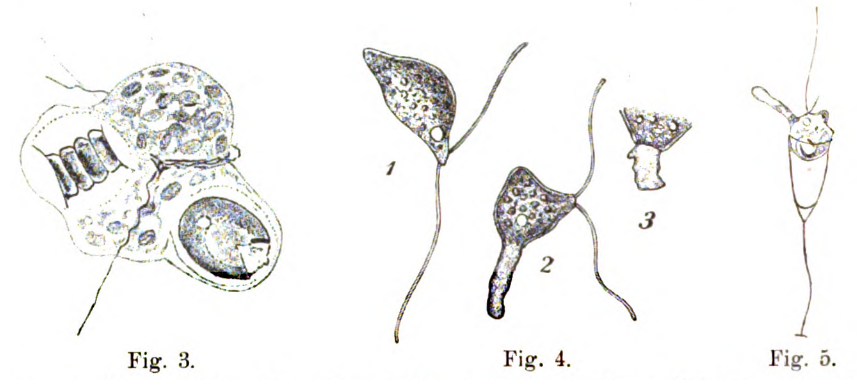


Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 3. Eine nackte, nicht näher bestimmte Süßwasser-Gymnodiniacee mit zwei aufgenommenen Organismen. (Orig.)

Fig. 4. *Heteronema*, eine dickhäutige Euglenine, das Pseudopodium durchbrach die derbe Hülle (nach Penard aus Senn).

Fig. 5. *Poteriochromonas stipitata* Scherffel. Der in seinem Gehäuse lebende kugelige Protoplast bildet apikal lange Pseudopodien. 800 ×. (Orig.)

noch undifferenziertes langes Pseudopodium aus, das gelegentlich vorgeschnellt und wieder eingezogen wird. Ganz ähnlich sind auch einzelne Arten von *Oicomonas* (die ganze Gattung *Oicomonas* sind wahrscheinlich farblos gewordene Cnrysomonaden, ich habe auch bereits einzelne als *Heterochromulina* dort eingestellt), die ebenfalls ein streng lokalisiertes zungen- oder löffelartiges Pseudopodium auf den organischen Körper vorschleudert.

Viel ausgesprochener ist aber eine lokalisierte Rhizopodienbildung bei einer schalentragenden Chrysomonade: *Porochrysis aspergillus* (Fig. 6), deren Gehäuse basal durch ein oder mehrere Löcher, oft siebartig durchbrochen ist und durch jedes dieser Löcher kann ein langes unverzweigtes Rhizopod gebildet werden, wobei die einzelnen Rhizopodien voneinander völlig unabhängig sind und anscheinend

ganz regellos vorgestreckt und eingezogen werden können. Man könnte hierbei zunächst an eine Schwebeeinrichtung denken, ähnlich den fast starren fadenförmigen Gebilden bei einzelnen Amöben; das trifft hier nicht zu, der Organismus ist gar nicht planktontisch, die Rhizopodien dienen ausschließlich der Aufnahme organischer Körperchen und ich möchte den Umstand, daß dieser Organismus einen bereits sehr kleinen Chromatophoren hat, damit in Beziehung bringen, daß hier die animalische Ernährung die holophytische abzulösen beginnt.

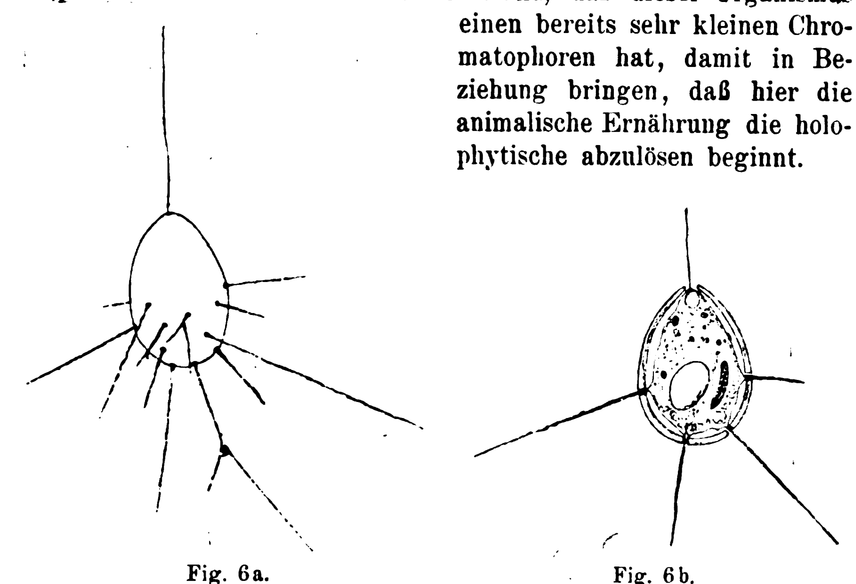


Fig. 6a. Fig. 6b.

Fig. 6. *Porochrysis aspergillus* Pascher. Der mit einem kleinen Chromatophor versehene Protoplast lebt in einem verkalkten Gehäuse, das in der unteren Hälfte siebartig durchlöchert ist. Hier werden lange feine Rhizopodien ausgestreckt. a von außen, b optischer Längsschnitt. 600 ×. (Orig.)

Daß auch Formen, die gewöhnlich keine Pseudopodien bilden, gelegentlich solche haben, zeigt die beistehende Figur von *Dinobryon* (Fig. 7).

Aber in all diesen Fällen handelt es sich noch um wenig differenzierte Gebilde. Flagellaten können aber auch entweder vorübergehend oder dauernd, meist aber lokalisiert, jene hochentwickelten Einrichtungen ausbilden, die wir als Axopodien bezeichnen und die viele „echte“ Rhizopoden mit charakterisieren. Diese Axopodien sind nicht, wie man zunächst vermuten könnte, starre Gebilde, sie sind im Gegenteil oft recht biegsam, sind aber sehr differenziert, besitzen ein zentrales Achsenorgan, das von einer dünnen Schicht von fließendem Plasma umgeben wird (vgl. die Fig. 8).

Ein einziges solches Axopodium hat die neue Chrysomonadengattung *Wellheimia*: eine relativ große eingeißelige Monade mit großen Chromatophoren, die aus einer lokalisierten Spalte des Vorderendes ein langes, relativ kräftiges Axopodium, schief nach vorwärts zu strecken vermag, das eine deutliche zentrale Partie und

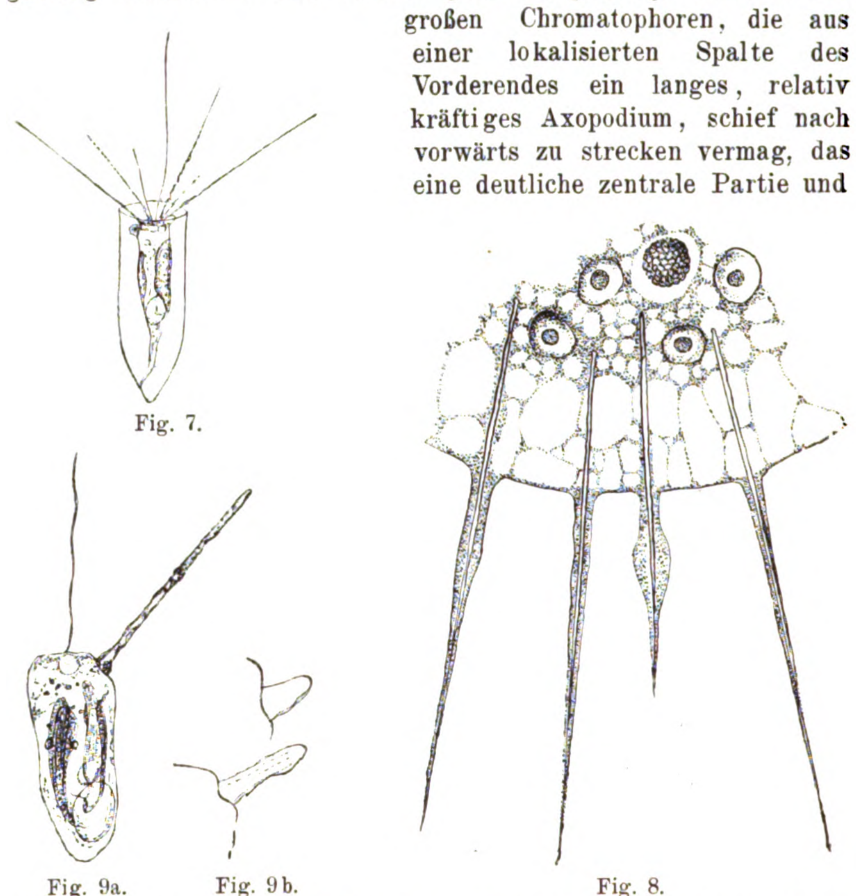


Fig. 7. *Dinobryon*. Der Protoplast vorn mit zahlreichen radiär ausstrahlenden Pseudopodien. (Orig.)

Fig. 8. Axopolien von *Actinosphaerium eichhornii* (nach Bütschli aus Verworn).

Fig. 9. *Wellheimia pfeifferi* Pascher; seitlich vorn wird ein langes Axopodium ausgestreckt; b, c halbausgestrecktes und fast eingezogenes Axopodium. 500×. (Orig.)

fließendes Plasma herum hat (Fig. 9). *Wellheimia pfeifferi*[1]) ist eine saprobe Chrysomonade, lebt in verschmutzten bakterienreichen Gewässern und, wie ich beobachten konnte, ist ihre Nahrungsaufnahme

---

[1]) Nach meinem lieben Freunde Ferdinand Pfeiffer R. v. Wellheim, dem bedeutenden Mikrotechniker.

ungemein reichlich. Das Axopodium wird sicherlich nur ausgestreckt wenn bestimmte äußere Reize auf den Organismus wirken.

Derartige Axopodien finden sich bei vielen Rhizopoden, speziell Heliozoen; dort sind sie in ganzen Systemen vorhanden und auch befähigt durch Zusammenneigen größere Organismen festzuhalten.

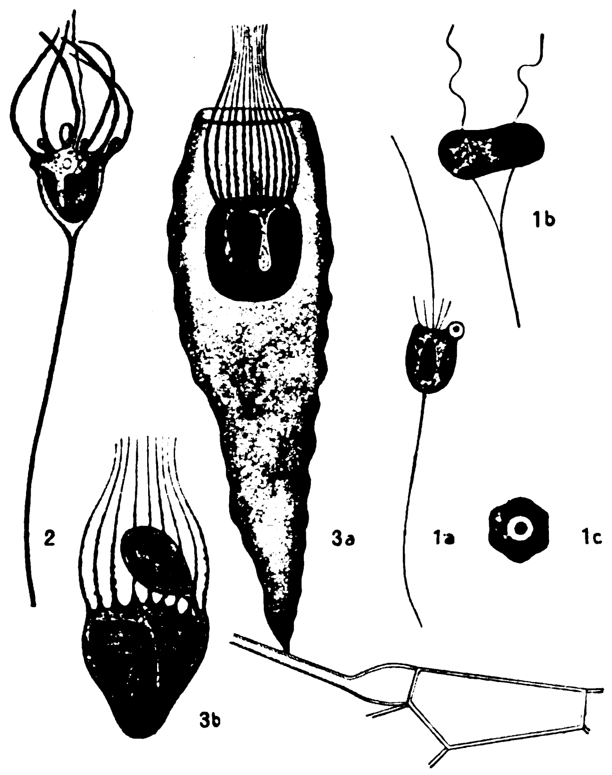


Fig. 10. Die Cyrtophoreen, charakterisiert durch ihre Axopodien, die den Rand der Protoplastenvorderfläche umgeben. 1. a, b *Pedinella hexacostata* Wyssotzki. 2. *Cyrtophora pedicellata* Pascher. 3. *Palatinella cyrtophora* Lauterborn. Nach den Autoren (aus der Süßwasserflora Bd. 2, Fig 48—50). Bei *Palatinella* die Reuße am vorgeschrittensten, die Geißel reduziert; bei *Pedinella* die Axopodien klein, die Geißel normal.

Aber auch das findet sich, eigentlich noch viel vollkommener bei den Flagellaten. Es gibt eine Chrysomonadengruppe, die ich als *Cyrtophoreae* bezeichnet habe. Diese Gruppe besitzt ebenfalls ganze Axopodiensysteme (Fig. 10). Die auf einem kontraktilen Stiele oder in einem Gehäuse festsitzenden Monaden haben am Rande ihres abgeflachten Vorderendes mehrere, bis 20 lange, im Kreise herum-

stehende Axopodien, die zunächst bogenförmig nach außen, dann aber nach vorne zusammenneigend und mitsammen einen aus Axopodien bestehenden Reusenkorb bilden. Besser als das Wort geben die beistehenden Figuren (Fig. 10) eine Vorstellung davon.[1]) Diese Axopodien haben eine zentrale feste Partie und reichlich fließendes Plasma. Sie können jederzeit ganz eingezogen werden; daneben werden auf der flachen

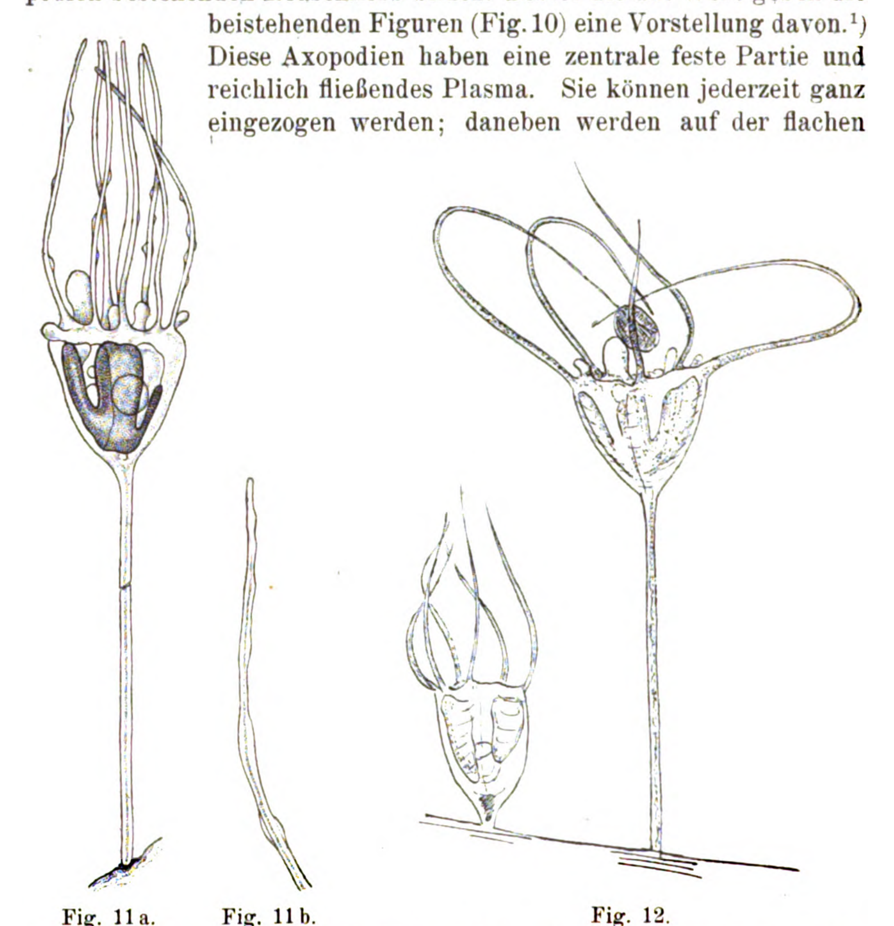


Fig. 11. *Cyrtophora pedicellata* Pascher. 900 ×. (Orig.) Axopodien sehr deutlich.
Fig. 12. *Cyrtophora*, mit den Axopodien eine Cryptomonade festhaltend. Rasche Federskizze nach dem Leben.

Vorderfläche des Protoplastes noch zahlreiche Pseudopodien gebildet. Ich konnte nun bei *Cyrtophora* Pascher (Fig. 11) wiederholt beobachten, daß nicht nur in das strömende Plasma der Axopodien

[1]) Die Figur bei Doflein, Lehrbuch der Protistenkunde, stammt aus meiner Süßwasserflora Bd. II. Doflein gibt hier, wie bei manchen anderen Figuren aus diesem Werke nicht an, woher er die Bildstöcke nahm.

kleine organische Körperchen aufgenommen wurden, sondern auch große Monaden (*Cryptomonas*) sich in der Reuse verfingen, oder kleben blieben. Dann aber bogen sich die einzelnen „Tentakel" weit nach außen und krümmten sich dabei mit ihren Vorderenden so sehr zur Vorderfläche des Protoplasten, daß der gefangene Organismus förmlich in die zahlreichen, auf der Vorderfläche gebildeten Pseudopodien hineingedrückt und darauf verdaut wurde (Fig. 12).

Das Ganze erinnert lebhaft an den Fang von Insekten durch die Tentakel der fleischfressenden Pflanze *Drosera*, oder an das Gehaben der Actinien. Ich bin überzeugt, daß auch bei *Palatinella*, die LAUTERBORN entdeckte, bei der auch der Reusenapparat viel vollkommener ist, als bei *Cyrtophora*, Gleiches der Fall ist. Dieser Reusenapparat aus Axopodien gebildet, findet sich in der Vollendung nicht einmal bei Rhizopoden, die durch Axopodien charakterisiert sind. Die Funktion der Axopodien ist aber auch bei den Rhizopoden doch unter Umständen dieselbe, wie beistehende *Camptonema* (Fig. 13) zeigt.

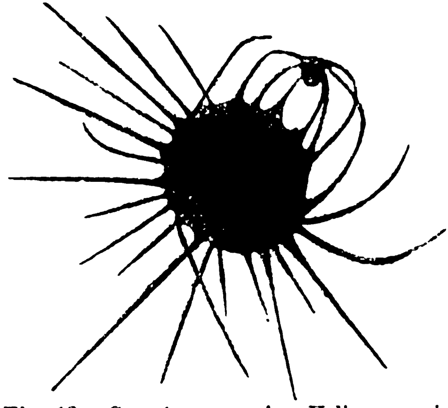


Fig. 13. *Camptonema*, eine Heliozoe, mit den Axopodien eine Alge festhaltend. (Nach SCHAUDINN aus LANG.)

Eine interessante Tatsache sei hier erwähnt, es scheint als ob bei den Cyrtophoreen parallel zur fortschreitenden Entwickung der Reuse eine immer weitergehende Reduktion der Geißel stattfände: *Cyrtophora* mit relativ unvollkommener Reuse hat noch eine normale Geißel, ich glaube bemerkt zu haben, daß sie hier noch zur Heranstrudelung kleiner Körperchen mit verwendet wird. Bei *Palatinella* ist sie aber bereits sehr klein geworden. Ich möchte diesen Umstand bereits jetzt betonen, weil er zeigt, wie durch diese Geißelreduktion oder durch Geißelverlust völlig rhizopodiale Formen entstehen können, die aber noch durch den Besitz der Chromatophoren ihre Verwandtschaft erkennen lassen. Biologisch genommen ist die Ausbildung dieser Reusen zu den sinnreichsten Einrichtungen zu zählen.

B. Vorübergehend völlig rhizopodial werdende, gefärbte Flagellaten.

Alle bisher erwähnten Fälle rhizopodialer Ausbildung bei den Flagellaten haben aber das Gemeinsame, daß es sich dabei um ausgesprochen monadoide Formen handelt: immer bleibt der Flagellatencharakter durch den Besitz der Geißel völlig gewahrt. Es gehört nun zu den bedeutsamsten Tatsachen in unserer Kenntnis von den Flagellaten, daß sie im Prinzipe imstande sind, entweder vorübergehend oder dauernd völlig rhizopodiale Form anzunehmen. Diese Fähigkeit ist so häufig, daß ich in meiner Arbeit „Über Flagellaten und Algen“ (Ber. d. deutschen bot. Ges. XXXII S. 136, 1914) bei der Besprechung der Entwicklungsmöglichkeiten der Flagellaten, sowie in meiner Süßwasserflora (Bd. I S. 7) im allgemeinen Teil zu den Flagellaten ausdrücklich die rhizopodiale Formentwicklung der Flagellaten betonen konnte.

In diesem völligen Rhizopodialwerden der Flagellaten, bei dem die Geißeln völlig verloren gehen können und der ganze Organismus zum „Rhizopoden“ wird, lassen sich nun mehrere Stufen unterscheiden, die durch die fortschreitende zeitliche Dauer der rhizopodialen Form charakterisiert werden.

Zunächst geschieht es, daß Flagellaten vorübergehend völlig rhizopodial werden können, die Geißel verlieren (nicht nur durch Abstoßen, sondern auch durch Einschmelzen, vgl. später *Synura*), die Form von Amöben annehmen und einfache Pseudopodien bilden oder auch ein reich verzweigtes Rhizopodiensystem anlegen können. Durch welche Bedingungen die Aufgabe des Flagellatenstadiums veranlaßt und die rhizopodiale Formbildung bewirkt wird, wissen wir nicht. Es spielen da gewiß gelegentlich äußere Faktoren mit, aber auch innere im Protoplasten selber auftretende Umstände, wie Anreicherung bestimmter Stoffe, können auslösend wirken. Ich habe eine Reihe einschlägiger Experimente gemacht, sie gaben manches eindeutige Resultat, sie sind aber nicht so weit, daß ich auch nur andeutungsweise gesicherte Ergebnisse in gedrängter Form niederlegen könnte. So wollen wir uns nur an das morphologisch Tatsächliche halten.

Daß Flagellaten vorübergehend amöboid resp. rhizopodial werden können, ist bereits lange beobachtet. Man hat nun diesen Beobachtungen keinen weiteren phyletichen Wert zuerkannt, zumal die Beobachtungen zusammenhangslos waren. Hier sollen auch gar nicht

alle Fälle derartiger Beobachtungen[1]) wiedergegeben werden, nur einzelne Fälle, soweit sie in den Zweck dieser Arbeit fallen, als Belegbeispiele erwähnt werden. Und zwar zunächst bei gefärbten Flagellaten.

Wieder sind es die Chrysomonaden, die mir mehr Beispiele geben als die anderen Reihen, wohl nur deshalb, weil ich mich eingehender mit ihnen beschäftigt habe; auch der ausgezeichnete Beobachter SCHERFFEL hat hier sehr wertvolle Beobachtungen gemacht.

Es seien nur einige Beispiele herausgegriffen, gewiß können viel mehr Flagellaten vorübergehend rhizopodial werden, als man gemeiniglich denkt.

Das klassische Beispiel ist ja die *Chrysamoeba* KLEBS (Fig. 14). Eine relativ große Chrysomonade, die sich unter Verlust der Geißel völlig in eine rhizopodiale Amöbe, die Heliozoencharakter, hat umwandeln kann. Bei einer ähnlichen, lange beobachteten Form konnte auch reichliche Nahrungsaufnahme festgestellt werden. Fast alle nackten Chrysomonaden können vorübergehend amöboid werden; ich sah *Chrysapsis*, *Chromulina* amöboid, aber auch gehäusetragende Formen, aus ihren Gehäusen herauskommen und als Amöben herumkriechen. Von *Ochromonas*, übrigens einer nicht näher beobachteten Art, gebe ich hier Figuren aus meiner Süßwasserflora wieder (Fig. 15).

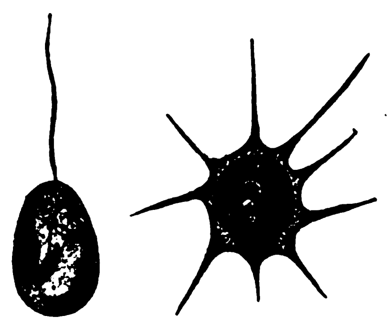


Fig. 14. *Chrysamoeba* KLEBS, eine Chrysomonade im monadoiden, im rhizopodialen Zustande. (Nach KLEBS.)

Aber solche vorübergehende rhizopodiale Formen bilden auch die anderen Flagellatenreihen aus. Eine marine Heterochloridale (*Heterochloris* PASCHER) (Fig. 16) konnte in allen Stadien dieser Umwandlung verfolgt werden. Für die Peridineen zeigte dies bereits seinerzeit SCHILLING für das allerdings farblose *Spirodinium hyalinum*. Aber ich studierte lange Zeit eine kleine gefärbte Peridinee, die das Stadium beliebig wechselte. Daß auch die relativ unplastischen Cryptomonaden vorübergehend amöboid werden können, das gibt Fig. 17 wieder (*Cryptochrysis amoeboidea*).

[1]) Sehr viele beziehen sich auf farblose Monaden.

[2]) SCHERFFEL, Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonaden (Arch. f. Protistenk., XXII (1911) S. 299). Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. Bot. Ztg. 1901.

Die Volvocales schienen nach unseren bisherigen Kenntnissen keine Neigung zur amöboiden Formbildung zu haben. Doch kamen mir bei einer *Chlamydomonas* erst kürzlich völlig amöboide Gameto-

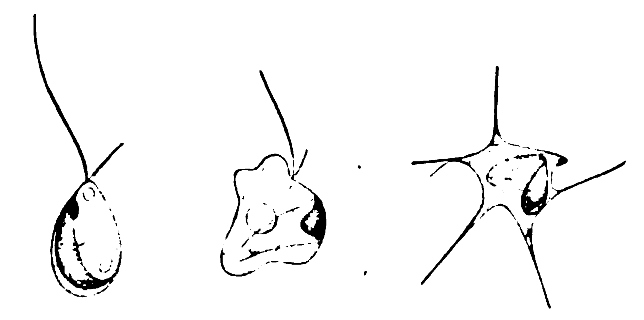


Fig. 15. Eine nicht näher bekannte *Ochromonas* (Chrysomonade) im Übergange zum rhizopodialen Stadium. (Pascher, Süßwasserflora Bd. 1, Fig. 8.)

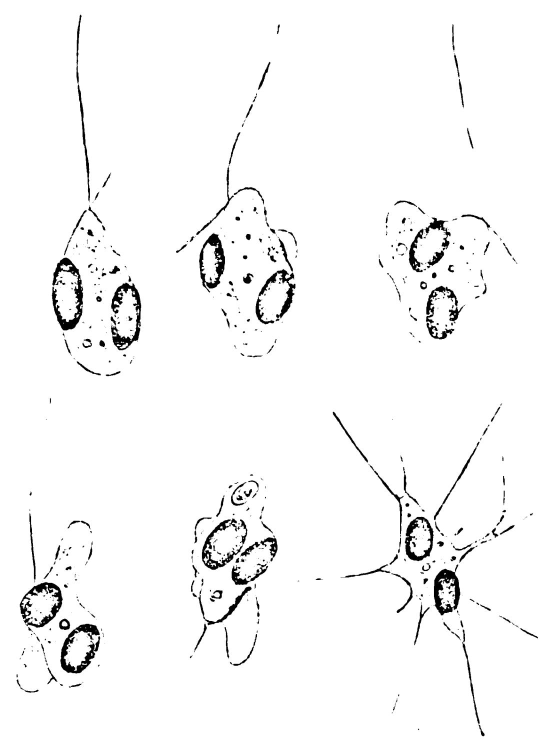


Fig. 16.

Fig. 16. *Heterochloris* Pascher, eine Heterochloridale in ihrem Übergange zum Rhizopodenstadium. (Orig.)

zoosporen unter, die zwar als Schwärmer austreten, bald aber amöboid wurden und sich reichlich animalisch nährten. Es erscheint dies nicht so sehr verwunderlich, wenn wir uns daran erinnern, daß KLEBS amöboide Gameten bei den Grünalgen — und die Grünalgen gehen

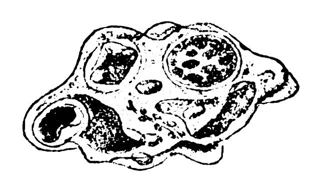


Fig. 17. *Cryptochrysis amoeboidea.* Cryptomonade, eine vorübergehend völlig amöboid werdende *Cryptochrysis*-Art im rhizopodialen Stadium; die Furche der Cryptochrysideen noch deutlich erkennbar. Die Cryptomonaden neigen sonst nicht zur Rhizopodialform. (Orig.)

phylogenetisch auf Volvocales-artige Flagellaten zurück — nachweisen konnte, die sich ebenfalls, wie ich zeigte, animalisch ernähren können. Und vielleicht noch weniger wunderlich erscheint es, wenn hier angeführt werden kann, daß bereits vor längerer Zeit für eine Reihe Grünalgen Schwärmer nachgewiesen wurden, die als Schwärmer austraten und dann amöboid wurden oder gleich als Amöben austraten und sich außerdem ausgiebig animalisch ernährten, bevor sie direkt zu neuen Grünalgen auswachsen.[1]) Vgl. die unten unter PASCHER angegebene Literatur und die darauf bezüglichen Figuren.

So lange nun diese Flagellaten, die amöboid werden, keine differenzierten Hüllen haben, ist die rhizopodiale Formbildung morphologisch leicht verständlich, und das trifft bei den einfachen Flagellaten zu, die mehr oder weniger „nackt" sind, wobei es mir verfehlt erscheint, diese Formen als primitiv oder „ursprünglich" zu bezeichnen. Genau so wie es mir falsch erscheint, jene Flagellatenreihen, bei denen mehr nackte Formen als anderswo vorhanden sind, als ursprünglicher zu bezeichnen, als die anderen. Wir wissen ja gerade hier so gar nicht, was „ursprünglich" einfach ist oder sekundär vereinfacht wurde. Und alle die darauf hinzielenden Auswertungen sind müßig und zeigen von mangelnder Kenntnis der in Betracht kommenden Verhältnisse.

Nicht nur nackte, uns einfach erscheinende Monaden bilden nun vorübergehend rhizopodiale Formen aus, auch solche, die sehr kompliziert gebaut und mit mannigfachen Hüllen- und Schalenbildungen versehen sind. *Peridinium*, also eine gewiß sehr differenzierte beschalte Flagellate, kann amöboid austreten, sich animalisch

[1]) PASCHER, Über merkwürdige amöboide Stadien bei einer Grünalge. Ber. d. deutschen bot. G. XXVII (1909) S. 143 ff. Animalische Ernährung bei Grünalgen. Ber. d. deutschen bot. Ges. XXXIII S. 427 (1915).



ernähren und dann sich encystieren, ich möchte aber deshalb, weil ich mehr Figurenmaterial habe, mehr *Synura* berücksichtigen. *Synura* ist eine kompliziert gebaute, kugelige Kolonien bildende Chrysomonade (Fig. 18), deren Protoplasten in einer derben festen, oft bestachelten Hülle leben, die nur vorne zwei Löchelchen für die beiden Geißeln

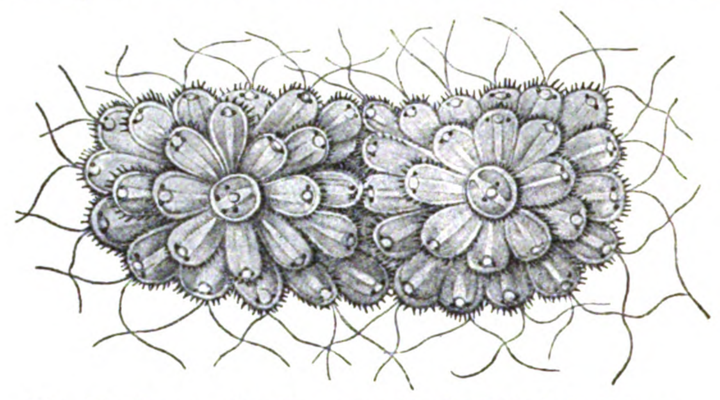


Fig. 18. *Synura*, eine Chrysomonade, eine Kolonie in Teilung. (Nach Stein aus der Süßwasserflora Bd. 2, Fig. 78.)

freiläßt. Auf den komplizierteren Bau der Protoplasten gehe ich hier nicht ein. Trotz dieser Hülle kommt es hier gelegentlich zur rhizopodialen Formbildung. Unter Sprengung der Hülle tritt der Protoplast oft als Schwärmer heraus. Manche von diesen Schwärmern werden



Fig. 19. *Synura*, Einzelmonade mit derber Hülle, aus der der Protoplast austritt. b, c, Übergangsstadien zur rhizopodialen Form (nach Pascher).

dann amöboid. Oder aber der Inhalt tritt direkt als kleine Amöbe aus (Fig. 19). Jedenfalls kommt es direkt oder indirekt zur Bildung von kleinen Amöben. Bemerkenswert ist nur der Umstand, daß es nicht bei diesen kleinen Amöben stehen bleibt, diese Amöben bilden bald komplizierte verästelte, haarfein endende mächtige Rhizopodien-

systeme aus (Fig. 20), die sehr weit ausgebreitet werden und, wie ich nachträglich und auch CONRAD, der die ganzen Beobachtungen bestätigen konnte, sah, sich reichlich animalisch ernähren. Die Rhizopodenstadien runden sich dann ab, umgeben sich mit Gallerte, teilen sich sehr und bilden dann Palmellen, deren Protoplasten ausschwärmen und zu neuen Kolonien werden.

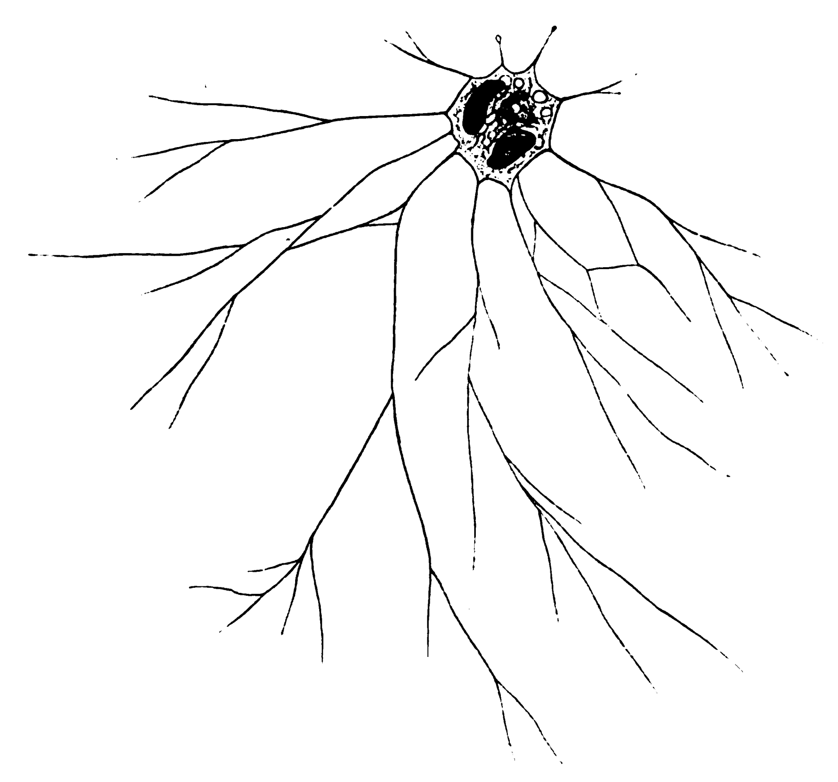


Fig. 20. Völlig rhizopodial gewordene *Synura*-Protoplasten, die nach CONRAD auch reichlich animalische Nahrung aufnahmen (nach PASCHER).

Wie *Synura* verhält sich auch gelegentlich (Fig. 21), wie CONRAD [1]) zeigte, *Mallomonas*, deren Hülle noch komplizierter ist als die von *Synura* und durch zahlreiche Silikatschüppchen wie in einen gläsernen Schuppenpanzer eingehüllt ist, deren einzelne Schüppchen lange Nadeln tragen. Auch hier kann der Protoplast austreten, amöboid werden und sich animalisch ernähren.

[1]) CONRAD, W., Contributions à l'étude des flagellates. Arch. f. Protistenk. XXXIV S. 79.

Jedenfalls ist die Fähigkeit, vorübergehend rhizopodiale Formen zu bilden und sich ausgiebig animalisch zu ernähren, sowohl bei den einfachen wie bei den kompliziertest gebauten Flagellaten allgemein vorhanden.

C. Dauernd rhizopodiale Organisationen bei den gefärbten Flagellaten.

a) mit gelegentlicher Ausbildung des Flagellatenstadiums als Schwärmer.

Es ist weiter nicht schwer verständlich, wenn sich eine Reihe solcher Flagellaten in vegetativem Zustande dauernd auf die animalische Ernährung einstellte und rhizopodial wurde, — oder anders, um einen bereits früher von mir gebrachten einfachen Ausdruck zu verwenden: im ontogenetischen Abschlußstadium rhizopodial

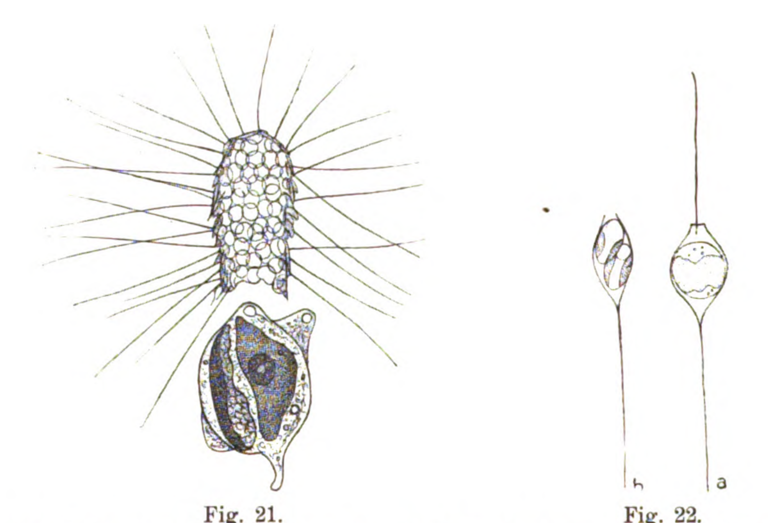


Fig. 21. Fig. 22.

Fig. 21. *Mallomonas mirabilis* Conrad. Der Protoplast tritt in amöboider Form aus der Hülle aus (nach Conrad).

Fig. 22. *Stylococcus* Chodat. a normal vegetativer Zustand; aus dem Gehäuse ragt ein langer Rhizopodialfaden (Axopodium) heraus, b Teilung, die Teilprodukte treten als Schwärmer heraus (vgl. damit *Rhizaster*, Fig. 29).

sind. Zumal ja die Fähigkeit animalisch zu leben und vorübergehend rhizopodial zu werden bei den Flagellaten ja sehr verbreitet, ich möchte fast sagen, im Prinzip allgemein zu sein scheint. Es scheint sich ja hier eine analoge Entwicklung abzuspielen wie bei der Entwicklung der Flagellaten zu Algen: zuerst werden unbewegliche palmelloide oder zelluläre Stadien bei den gefärbten

Flagellaten nur vorübergehend gebildet, — dann aber stellen sich diese Organismen mehr auf das Leben im unbeweglichen palmelloiden oder zellulären Zustand ein, so daß sie nur mehr vorübergehend zu Zwecken der Vermehrung und Verbreitung die Flagellatenstadien in der Form von Schwärmern ausbilden. Das habe ich ja ausführlich in meinen Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten, resp. in der Einleitung und bei der Besprechung von *Dinamoeba* (= *Dinamoebidium*) auseinandergesetzt, so daß ich nur kurz darauf zu verweisen brauche.[1])

Denn auch hier sehen wir die Organismen im ontogenetischen Abschlußstadium, also im völlig entwickelten vegetativen völlig rhizopodial geworden und nur bei der Vermehrung bilden sich noch die ursprünglichen Flagellatenstadien als Schwärmer aus, die dann erst rhizopodial werden.

Das einfachste Beispiel hierfür ist *Stylococcus* Chodat (Fig. 22).

Dieser Organismus, — vorausgesetzt, daß er mit dem Chodat'schen Organismus identisch ist — lebt im entwickelten Zustande in einem langgestielten, becherförmigen Gehäuse. Er hat Chromotophoren (Chrysomonadine) und pulsierende Vakuolen. Aus der Gehäusemündung streckt er ein langes, unverzweigtes Rhizopodium heraus, das deutliche Plasmaströmung zeigt und wie ich mich überzeugen konnte reichlich kleine Bakterien und Blaualgen aufnimmt und verdaut. Der Organismus ist also völlig rhizopodial. Bei der Vermehrung aber bildet er Schwärmer aus, in dem das Rhizopodium eingezogen wird, schiefe Teilung eintritt, aus den beiden Teilprodukten Schwärmer werden, die das Gehäuse verlassen, eine Zeitlang schwärmen, sich dann mit dem Basalende festsetzen, das Gehäuse bilden, die Geißel einschmelzen und den Rhizopodialfaden ausbilden. Das Flagellatenstadium tritt nur mehr zu Zwecken der Vermehrung und Propagation auf.

Der uns so einfach und selbstverständliche Schritt, daß eine rhizopodiale resp. amöboid gewordene Flagellate sich direkt im rhizopodialen Stadium zu zwei rhizopodialen Teilstücken teilt, ist demnach nicht unmittelbar und leicht. Und wenn wir wollen, daß die biogenetische Regel auch hier Gültigkeit hat, so können wir ihre Gültigkeit durch das Festhalten an schwärmenden Stadien bei derart vegetativ rhizopodial gewordenen Flagellatenabkömmlingen erwiesen sehen.

[1]) Pascher: Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Einleitung. I. Teil. Arch. f. Protistenk. XXXVI S. 81.

Ein anderes Beispiel, das auch in anderer Hinsicht interessant ist, ist die Chrysomonade *Chrysopyxis* (Fig. 23). Sie ist in unseren Süßwässern allenthalben verbreitet und bildet kleine kugelige Gehäuse, die mit zwei Schenkeln, so wie der Reiter dem Pferde, verschiedenen Fadenalgen quer aufsitzen, wobei die beiden Schenkel dem Faden fest anliegen und außerdem noch mittels eines den Algenfaden fest umschnürenden festen Haltefaden miteinander verbunden sind, so daß das ganze Gehäuse außerdem noch an den Algenfaden fest angebunden ist! Im Gehäuse lebt nun der Protoplast mit 1—2 Chromatophoren, lebt also damit wie eine Pflanze, streckt aber durch die Mündung des Gehäuses, wie Lauterborn u. Scherffel zeigten, ein verzweigtes Rhizopodiensystem durch, das frei absteht und zahlreiche kleine Organismen in das strömende Plasma aufnimmt. Dieser Organismus ist demnach sowohl in bezug auf den Gehäusebau, wie auch auf die animalische Ernährung sehr raffiniert eingerichtet. Wie nun Iwanoff [1]) gezeigt, bilden sich bei der Vermehrung zwei eingeißelige Schwärmer, von denen meistens beide austreten, manchmal aber der eine das Muttergehäuse weiter bewohnt (Fig. 24). Sie schwärmen eine Zeitlang herum, kommen aber dann an einem Algenfaden zur Ruhe; vorher hat aber der Schwärmer [2]) den ganzen

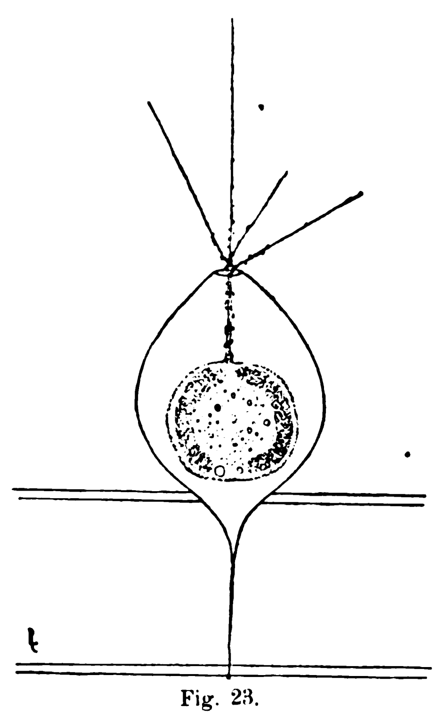


Fig. 23.
Chrysopyxis stenostoma Lauterborn. (Chrysomonade) Aus dem Gehäuse ragt ein verästeltes Rhizopodiensystem heraus, das reichlich Bakterien aufnimmt (nach Lauterborn).

[1]) Iwanoff: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chrysomonaden. — Bull. l'Acad. imp. sc. Pétersbourg, Ser. V Bd. 11 Nr. 4.

[2]) Dies ist ein so sehr komplizierter Vorgang, der so viele diffizile Details enthält, daß mit einer rein mechanistischen Auffassung, wie Reiz und mechanische Reaktion, gewiß nicht auszukommen ist! Mich wundert, daß dies Beispiel nicht mehr Verwertung für die Beurteilung des Verhaltens „Niederer“ gefunden hat!!

Algenfaden umwandert, wobei er mit dem Basalende einen Faden ausbildete, der schließlich, wenn der Schwärmer an den Ausgangspunkt seiner Wanderung gekommen ist, den ganzen Faden ringförmig umschließt, worauf hier das Gehäuse gebildet wird. Dann schmilzt die Geißel ein, das Rhizopodiensystem wird gebildet.

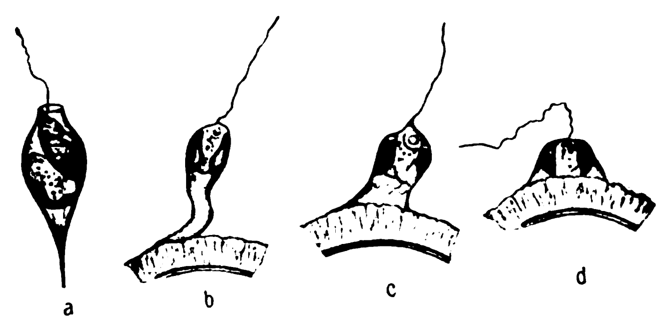


Fig. 24. Vermehrung von *Chrysopyxis* IWANOFF. Bei der Teilung werden Schwärmer gebildet mit einer apikalen Geißel; die Schwärmer wandern, sich mit dem Basalende an einen Faden anlegend quer um den Faden herum und bilden dabei einen Gallertfaden aus (nach IWANOFF).

Also im großen Ganzen, derselbe Vorgang wie bei *Chrysococcus.* Aber der Fall *Chrysopyxis* erfährt in einem Punkte ein besonderes Interesse! Die meisten Arten von *Chrysopyxis* besitzen in der Tat dieses Rhizopodiensystem und sind im ontogenetischem Abschlußstadium völlig rhizopodial! Aber nicht alle. Vor einigen Jahren fand ich eine *Chrysopyxis*-Art (Fig. 25), die den anderen *Chrysopyxiden* in allen Details gleicht, aber noch kein Rhizopodiensystem hat, sondern — die Geißel auch im ontogenetischen Abschlußstadium beibehält. Wir haben also in *Chrysopyxis* eine Gattung, bei der einzelne Arten zwar völlig rhizopodial geworden, andere aber monadoid geblieben sind, also Flagellaten und Rhizopodenausbildung innert einer und derselben Gattung: ein Fall der für die Ableitung rhizopodialer Formen von Flagellaten direkt schlagend beweiskräftig ist, so daß es einigermaßen Verwunderung erregen muß, daß dieser Fall nicht mehr Auswertung gefunden hat.

Jedenfalls halten die rhizopodial gewordenen Glieder der einzelnen Flagellatenreihe lange an der ursprünglichen Ausgangsform fest, indem wenigstens vorübergehend zu Zwecken der Vermehrung die Flagellatenstadien gebildet werden.

Aus diesen erwähnten Beispielen des Feilhaltens rhizopodial gewordener Formen am Flagellatenstadium in der Form von flagellatenartigen Schwärmen, geht klar hervor, daß das Flagellatenstadium immer mehr zurücktritt gegenüber dem rhizopodialen, daß es in Reduktion begriffen ist. Es stellt ja, ich möchte sagen eine Art erblicher Belastung dar: die betreffenden rhizopodialen Organismen, die Schwärmer ausbilden, machen bis zu einem gewissen Grade einen Umweg über das Flagellatenstadium zurück, bevor sie zur rhizopodialen Form kommen. Aber nur bis zu einem gewissen Grade: insofern als bloß die Vermehrung und die Entwicklung zu rhizopodialen Einzelindividuen ins Auge gefaßt wird. Vom Standpunkte der Propagation, der Verbreitung aus stellt die Beibehaltung des räumlich weit beweglicheren Flagellatenstadiums ein biologisch eminent wichtiges Moment dar. Es kommen eben zwei Dinge in Widerstreit: Kürze der ontogenetischen Entwicklung oder das biologisch-ökologische Moment der leichteren Verbreitung. Dem, scheint mir, hat man noch nicht genügend Aufmerksamkeit zugewendet. Jedenfalls haben sich die einzelnen Organismen verschieden in diesem Wettstreit verhalten, die einen mehr die kurze Entwicklung, die anderen mehr die Verbreitungsmöglichkeit betont, — oft in nebeneinanderstehenden Arten derselben Gattung. Wenngleich dabei eine

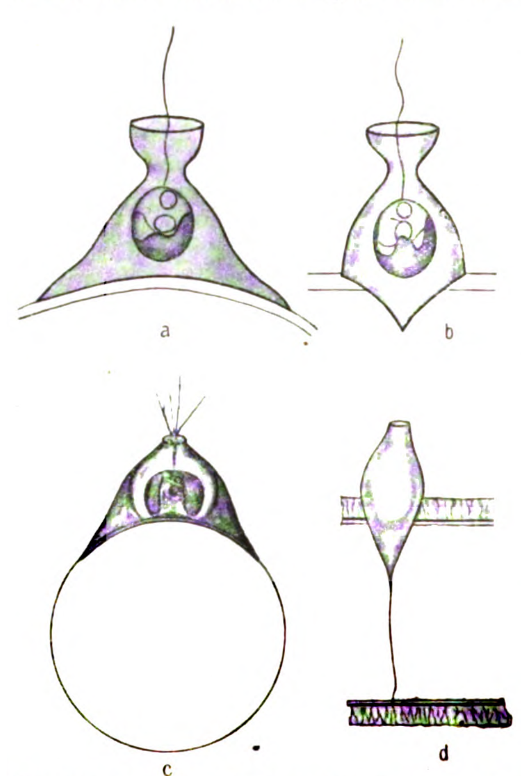


Fig. 26 a, b. *Chrysopyxis cyathus* Pascher, eine *Chrysopyxis*-Art, die nicht die Geißel reduziert und ein Rhizopodenstadium ausbildet, sondern die Geißel auch im ontogenetischen Abschlußstadium beibehält und sich holophytisch ernährt, im Gegensatz zu den vorstehenden *Chryspyxis*-Arten (c, d), die nebenbei auch animalische Ernährung haben. (nach Pascher).

Regel alle Flagellatendescendenten betrifft, die ich das erstemal in meiner Studie über Flagellaten und Algen aussprach: Daß überall dort bei jenen Niederen, die in ihrer Entwicklung die Entwicklung des Zelleinzelindividuums betonen, mit der Zeit völlige Reduktion der Schwärmer eintritt, wie es ja besonders schön bei den Algen zu sehen ist.

b) Dauernd rhizopodiale, gefärbte Organisationen ohne Schwärmer.

Unter allen Umständen werden wir, um auf unser Thema zurückzukommen, jene Formen als rhizopodial am meisten vorgeschritten betrachten müssen, die auch bei der Vermehrung die dabei sonst zähe festgehaltenen, vorübergehend als Schwärmer gebildeten Flagellatenstadien, völlig unterdrückt haben, deren Teilprodukte also sofort rhizopodial sind und daher direkt rhizopodiale Sprößlinge bilden.

Auch das hat seine Analogien bei den zu cellulären Algen gewordenen Flagellaten: eine ganze Reihe einzelliger Algen hat die Schwärmer völlig oder fast völlig unterdrückt: Bacillariales, Conjugatae, Protococcales autosporinae. Es sind wieder im Einklange mit meiner oben erwähnten Regel, gerade die Reihen, die sich durch besondere Entwicklung des Einzelindividuums auszeichnen!

Wir werden an solchen Monadenorganisationen, die so rhizopodial geworden sind, daß sie auch bei der Vermehrung keine Schwärmer mehr ausbilden, kaum mehr wirkliche Unterschiede in bezug auf rhizopodiale Organisation finden können gegenüber „anerkannt echten“ Rhizopoden.

Derartige völlig rhizopodiale Organisationen, die keine Schwärmer mehr bilden und dennoch in allen anderen Merkmalen die Beziehung zu bestimmten Flagellatenreihen aufweisen, kennen wir bereits ziemlich viele und ihre Zahl vermehrt sich zusehends.

Wir kennen eine Reihe Organismen, die durch ihre Chromatophoren wie ihr Assimilat und auch ihre Cysten als Chrysomonaden anzusprechen sind, aber völlig rhizopodial sind, entweder Pseudopodien oder auch reich verzweigte Rhizopodien haben, sich ausgiebig animalisch ernähren und sich, von den Chromatophoren abgesehen, wie „echte“ Amöben verhalten. Die verschiedenen Beobachter, die sie studierten, nahmen niemals Flagellatenstadien wahr, wie sie z. B. gelegentlich bei *Chrysamoeba* oder anderen vorübergehend rhizopodial gewordenen Chrysomonaden beobachtet worden sind; bei der Ver-

mehrung teilen sie sich direkt in zwei (selten 3—4) Tochteramöben, die entweder frei werden oder sich in Nestern vereinigen oder filarplasmodial vereinigen. Von diesen amöboiden Chrysomonaden können wir nicht mehr sagen, von welcher Chrysomonadenreihe sie sich ableiten, da wir die Chrysomonadenreihen nach den Geißeln unterscheiden und Geißel tragende Stadien bei ihnen eben nicht mehr gebildet werden. Diese amöboiden Chrysomonaden sind genetisch gewiß



Fig. 26. *Rhizochrysis scherffelii* Pascher. Dauernd rhizopodial bleibende Chrysomonade (nach Scherffel aus Süßwasserflora Bd. 2).

nicht des gleichen Ursprunges: wir kennen ihren Anschluß nach unten nicht mehr und ich habe auch diese sich direkt teilenden, völlig amöboiden Chrysomonaden in eine künstliche Gattung *Rhizochrysis* vereinigt (vgl. Fig. 26).

Aber nicht nur Chrysomonaden, — ich erwähne Chrysomonaden eigentlich nur deshalb so oft, weil ich sie seit Jahren studiere — bilden

solche völlig amöboid gewordene Organisationen aus, die auch nicht mehr vorübergehend zur Propagation Schwärmer ausbilden und sich direkt als Amöben teilen, auch die anderen Reihen gefärbter Flagellatenreihen. So fand ich im Meere eine noch unbeschriebene kleine Amöbe mit gelbgrünen scheibchenförmigen Chromatophoren, die nicht vielleicht Zooxanthellen z. B. aus der Cryptomonadengattung *Chrysidella* PASCHER, sondern zelleigene Chromatophoren waren, wie sie die entsprechende Flagellatenreihe der Heterochloridales hat, — und die sich direkt teilt: *Rhizochloris* (Fig. 27). Und im

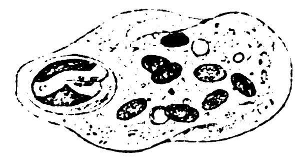


Fig. 27. *Rhizochloris mirabilis*, eine marine, dauernd als Amöbe lebende Heterochloridale, mit vielen kleinen gelbgrünen Chromatophoren. (Orig.)

Spirulinenschlamm der Ostsee fand ich eine Amöbe mit vielen kleinen braunen Chromatophoren, die aus bestimmten morphologischen Gründen, als eine amöboid gewordene Peridinee (Gymnodiniacee) angesprochen werden muß und ebenfalls wenigstens solange sie kultiviert wurde, nie *Gymnodinium*-artige Schwärmer ausbildete, sondern sich direkt teilte.

Derartige Formen werden sich bestimmt noch zahlreich in den verschiedensten Flagellatenbereichen finden.

Diese völlige Rückbildung des Flagellatenstadiums durch Unterdrückung des vorübergehenden Auftretens als Schwärmerstadium



Fig. 28. Cysten von *Myxochrysis* PASCHER, aus denen wohl Schwärmer, wie auch Amöben hervorgehen können. (Orig.)

dürfen wir uns aber nicht unvermittelt vorstellen. Daß sie sehr vermittelt geschah, dafür haben wir ein schönes Beispiel in der *Myxochrysis* PASCHER (Fig. 28). Dieser merkwürdig gefärbte plasmodiale, vielkernige Organismus, der später noch eine ausführliche

Besprechung finden soll, bildet zu Zeiten aus den Plasmodien merkwürdige ein- oder mehrkernige Ruhestadien, Cysten die bis zu einem gewissen Grade den Einzelsporen der Plasmodiokarpien der Myxophyta entsprechen. Diese stellen das Hauptvermehrungsorgan für *Myxochrysis* dar. Sie zeigen aber in ihrem Verhalten, daß *Myxochrysis* in der Reduktion der Schwärmer gerade eine Zwischenstufe einnimmt: aus einzelnen dieser Cysten gehen noch *Chromulina*-artige Schwärmer hervor, — andere bilden aber bereits direkt kleine Amöben aus, haben aber das Flagellatenstadium völlig unterdrückt. Da im allgemeinen die Schwärmerbildung aus den Cysten nur selten eintritt, die Bildung von amöboiden Stadien aus ihnen aber bei weitem vorherrscht, so nähert sich *Myxochrysis* bereits sehr jenen Formen, die auch in ihrer Reproduktion rhizopodial geworden sind, gibt uns aber doch durch die gelegentliche Bildung des Flagellatenstadiums (Schwärmer) aus den Cysten eine Vorstellung für den vermittelten Charakter der Reduktion des Flagellatenstadiums bei der rhizopodialen Entwicklung überhaupt.

c) Einige Beispiele vorgeschrittenster Rhizopodienorganisationen bei gefärbten Flagellaten.

Nun endlich der letzte Rest der Flagellatenstadien abgestreift ist, so könnte man nach menschlichen Vorstellungen denken, daß die Bahn frei ist für die rhizopodiale Weiterentwicklung.

Daß etwas Ähnliches der Fall sein mag, geht nun daraus hervor, daß es tatsächlich eine ganze Reihe rhizopodialer Organisationen gibt mit einer derartigen Ausbildung der Rhizopodialsysteme, derart raffinierten Einrichtung für den Erwerb animalischer Nahrung, daß sie der „echter“ Rhizopoden gleichkommt, ja sie in einzelnen Typen, die bei den „echten“ Rhizopoden überhaupt nicht realisiert sind, völlig übertrifft, so daß wir hier Höchstleistungen rhizopodialer Organisation sehen, die förmlich phantastisch erscheinen könnten. Und gerade diese mit untrüglichen Kennzeichen ihrer Herkunft von den Flagellaten: sie haben Chromatophoren, das Assimilat und die Cysten bestimmter Flagellatenreihen, so daß ihre Genese gar keinem Zweifel unterliegen kann. Gerade diese raffinierten Höchstleistungen rhizopodialer Durchbildung, raffinierten Einrichtungen zum Erwerb animalischer Nahrung bilden keine Schwärmer mehr aus, sondern teilen ihre Protoplasten direkt und lassen sie als Amöben austreten. Es ist dies eine bemerkenswerte Parallele zu den hochentwickelten einzelligen Algen, die ebenfalls keine Schwärmer mehr ausbilden, sondern sich direkt teilen.

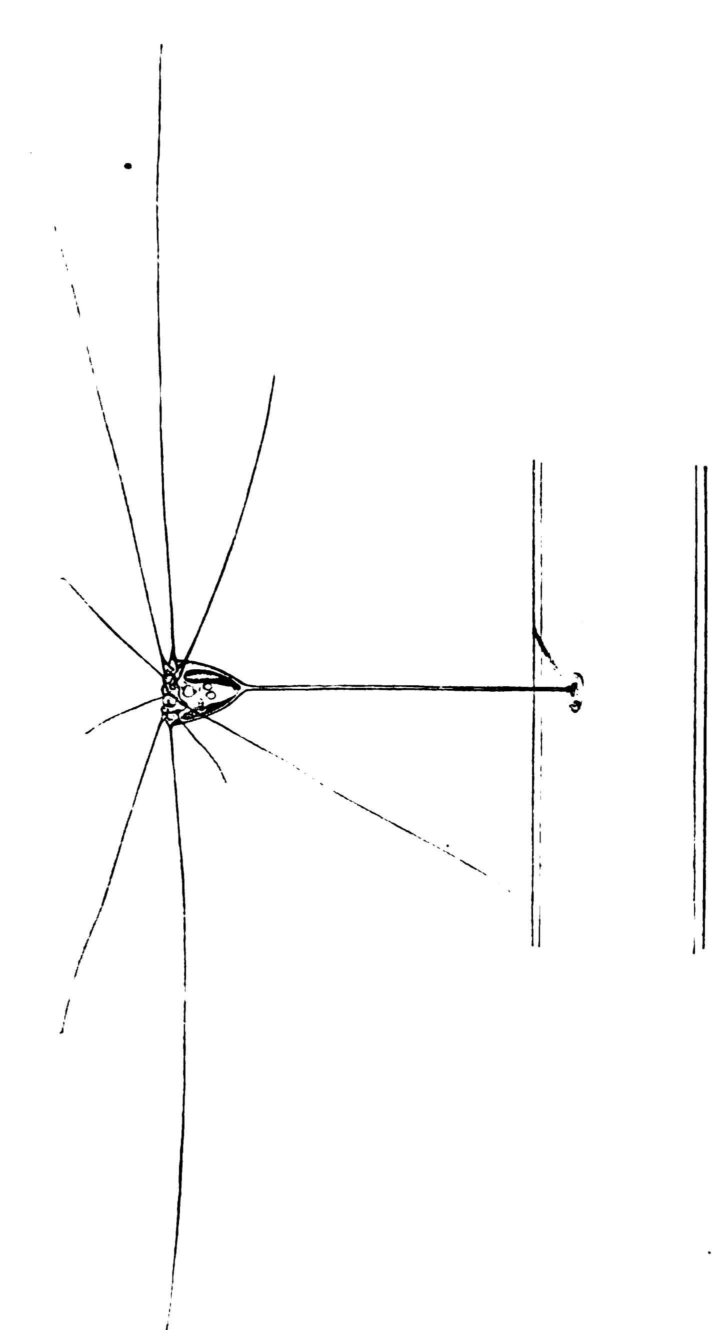


Fig. 29. *Rhizaster* Pascher, eine dauernd rhizopodiale Chrysomonadine mit 6 bis mehreren, radspeichenartig in der Gehäuseebene liegenden Rhizopodien, die imstande sind sich innert eines gewissen Sektors radiär zu bewegen und zu verkürzen. Der Organismus lebt am Grunde ruhiger Altwässer und fängt wahrscheinlich die langsam absinkenden Partikelchen auf. Bemerkenswerte Ähnlichkeit mit den Crinoiden (nach Pascher).

Nur drei Beispiele seien gegeben und zwar wieder von den Chrysomonaden, deshalb weil ich diese besser kenne als die anderen Flagellatenreihen, und diese Beispiele auch bereits beschrieben sind, während andere gleich interessante rhizopodiale Organismen, die auf andere Flagellatenreihen zurückgehen, noch nicht veröffentlicht wurden.

Es sind dies die drei merkwürdigen Gattungen, die ich in meiner ersten Studie über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten (Arch. f. Protistenk. XXXVI S. 92) beschrieb.

Die eine, *Rhizaster* Pascher (Fig. 29), hat ein langgestieltes becherförmiges Gehäuse, in der ein rechter Chrysomonadenprotoplast lebt, mit Chromatophoren, Leukosinballen und kontraktilen Vakuolen. Von einer Geißel keine Spur. Dagegen strahlen vom Protoplasten horizontal, der Organismus vertikal gedacht, 6—8 feine mit Achsenfäden versehene Axopodien radiär aus, die bis 40mal so lang als der Durchmesser des Gehäuses sind. Dieses radspeichenartige Rhizopodiensystem ist in einer Fläche entwickelt, die viel 100mal größer ist, als die kleine Vorderfläche des Protoplasten. Dabei können sich die einzelnen Rhizopodien nicht nur selbständig jeder für sich verkürzen, sondern jeder einzelne ist imstande, annähernd in der Ebene der Rhizopodien ruckweise schwingende Bewegungen auszuführen, wobei es nicht ganz klar ist, wie hier die enorme Reibung im Wasser vermieden oder verkleinert wird, um so mehr als die Rhizopodien nie derart verbogen werden, wie es eigentlich zu erwarten wäre. Jedes Rhizopod beschreibt einen Sektor der bestreichbaren Fläche, wobei jedes Rhizopod, vom anderen unabhängig, dabei verkürzt, oft ganz eingezogen, aber auch sehr lange ausgestreckt werden kann.

Jedenfalls ist der Organismus imstande, mit diesem Rhizopodiensystem eine ganz außerordentliche Fläche auszunützen, besonders im Hinblick auf die Lebensweise des Organismus, der am Grunde stiller, ruhiger Altwässer lebt und mit dem Rhizopodiensystem absinkende organische Partikelchen, feinen organischen Schlamm auffangen dürfte und nach Art der Crinoiden lebt, weshalb er auch den Artnamen *crinoides* bekam.

Diese Rhizopodienausbildung findet sich bei den „echten“ Rhizopoden nicht, sie ist Alleinerwerb der rhizopodialen Flagellaten. Flagellatenstadien in der Form von Schwärmern fehlen ganz (Fig. 30). Bei der Vermehrung teilt sich der Protoplast der Länge nach und der eine Teil kriecht in der Form einer Amöbe längs des Stieles herab, um sich irgendwo festzusetzen und ein neues Gehäuse zu bilden.

Ähnlich in der Organisation und biologischen Einrichtung ist eine andere rhizopodiale Süßwasserchrysomonade: *Chrysocrinus* (Fig. 31). Sie lebt in brotlaibartigen stark verkalkten Gehäusen auf Fadenalgen und ist ein kälteliebender Frühjahrsorganismus. Das Gehäuse ist auf der freien Seite siebartig durchbrochen. Und durch diese Löcher streckt der Protoplast, der wieder Chromatophoren und pulsierende Vakuolen hat, lange, dünne manchmal verzweigte Rhizopodien (Fig. 32) radiär nach allen Seiten aus, so daß es mit einem

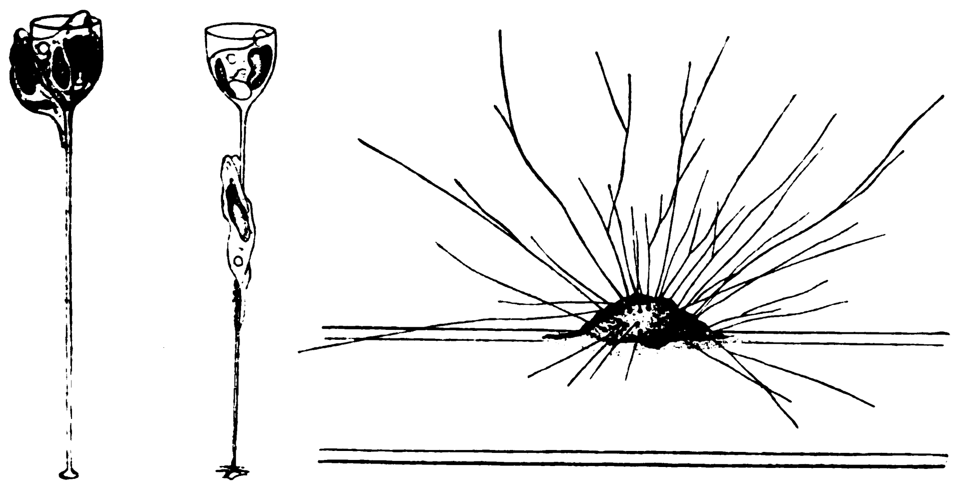


Fig. 30. Fig. 31.

Fig. 30. Zwei Teilungsstadien von *Rhizaster*, die Teilprodukte sind amöboid, eines oder beide kriechen aus dem Gehäuse heraus, den Stiel herunter, um schließlich wieder ein neues Gehäuse zu bilden (nach Pascher).

Fig. 31. *Chrysocrinus* Pascher, kleine brotlaibartige Gehäuse auf Süßwasseralgen; aus den Poren der Gehäuse werden zahlreiche, leicht verzweigte Rhizopodien radiär herausgestreckt. Die einzelnen Rhizopodien führen ruckartige schwingende Bewegungen aus und können sich auch verkürzen (nach Pascher).

Walde sehr langer und feiner Rhizopodien bedacht ist. Wieder haben die einzelnen Rhizopodien ruckweise schwingende Bewegung und können eingezogen und vorgestreckt werden, auch hier dienen sie zum Auffangen kleiner organischer Körperchen, aber auch größere Monaden werden gefangen. Letztere werden außen verdaut, kleinere Körperchen können, wie bei *Rhizaster*, durch die strömende Bewegung des Plasmas der Rhizopodien an den Protoplasten herangebracht und da verdaut werden.

Bei der Vermehrung werden 2—4 kleine Amöben gebildet, die durch die feinen Gehäuselöcher austreten und dann neue Gehäuse

bilden. Auch hier ist es zum völligen Schwund der Flagellatenstadien in der Form von Schwärmern gekommen (Fig. 33).

Die dritte Gattung zeigt, daß es auch echte Flagellatenreihen unter Betonung der Rhizopodialentwicklung zu Formen bringen können, die völlig mlt jenen Formen übereinstimmen, die wir als „echte" Rhizopoden anzusprechen gewohnt sind. Der Organismus sieht aus wie eine monothalame Foraminifere (Fig. 34): bildet kleine schmale brotlaibartige, verkalkte und eisengebräunte Gehäuse, die an einem Ende verjüngt und in ein fast rechtwinklig abgebogenes Mündungsrohr ausgezogen sind, so daß den Schalen Monothalamen, z. B. *Leydenia*, zum Verwechseln ähnlich sehen, und gewiß von jedem Zoologen als hierhergehörig angesprochen würden um so mehr, als aus der Mündungsröhre ein mächtiger Rhizopodenstiel hervorragt, der sich bald in ein mächtiges Rhizopodiennetz einhüllt, das auf der Fläche allseitig entwickelt wird, so daß die Schale mit dem Protoplast mitten in diesen Rhizopodialnetz zu liegen kommt. So sehr der Organismus einer beschalten Monothalamen gleicht und einem „echten" Rhizopoden nahekommt, so sicher ist seine Verwandtschaft mit der Flagellatenreihe der Chrysomonaden: im Protoplasten finden sich zwei allerdings bereits sehr blasse Chromatophoren (vgl. Fig. 35), die offenbar in Reduktion begriffen sind und die für die Chrysomonaden charakteristischen Leukosinballen. Kurz, *Chrysothylakion*, das auf Meeresalgen lebt, ist fast zu einer monothalamen Forraminifere gewordene und hätte nun sicher dort eingestellt werden müssen, wenn nicht eben noch die Chromatophoren als Wegweiser für die Herkunft

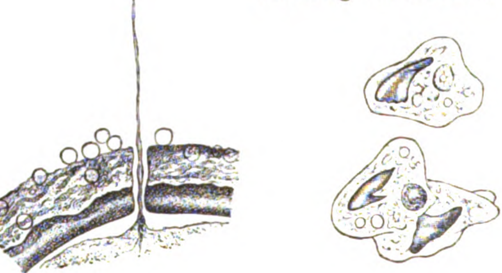


Fig. 32. Fig. 33.

Fig. 32. Ein Rhizopodium von *Chrysocrinus*. (N = aufgenommene Bakterien.)

Fig. 33. Teilstücke des Protoplasten von *Chrysocrinus*, die aus der durchlöcherten Schale ausgekrochen waren.

richtunggebend gewesen wären. — Auch hier scheint die Vermehrung sich so zu vollziehen, daß der eine Teil als Amöbe austritt und sich dann Gehäuse- und Rhizopódiensystem baut.

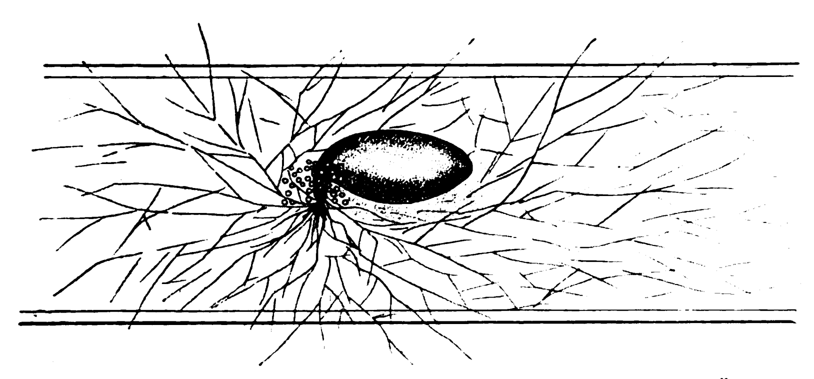


Fig. 34. *Chrysothylakion* Pascher, eine marine Chrysomonadine. Die Ähnlichkeit mit monothalamen Foraminiferen ist auffallend. (Orig.)

Nun soll aber nicht gedacht werden, daß nur die Chrysomonaden derartige völlig rhizopodiale Organismen entwickeln können, die sich so sehr mit „echten“ Rhizopoden decken, daß sie ohne die Chromatophoren dort eingestellt werden müßten. Das ist gewiß nicht der Fall. Die Chrysomonaden sind uns nur besser bekannt als die anderen Flagellaten, man hat sie in der letzten Zeit ein wenig vielseitiger studiert als die anderen und außerdem kommen sie im Süßwasser reichlicher vor. Aber auch die anderen Flagellatenreihen bilden gewiß solche Rhizopoden aus, sie sind aber mehr marin, und was wir von manchen Niederen wissen, ist, wenn wir von einzelnen aber auch nur schematisch studierten Reihen absehen, herzlich wenig. So fand ich in der Nordsee einen neuen Rhizopoden mit einem komplizierten Rhizopodiensystem und braunen Chromatophoren, den ich nur mit den Peridineen in Beziehung bringen kann.

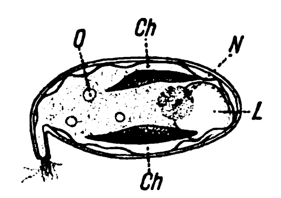


Fig. 35. Optischer Längsschnitt von *Chrysothylakion* kombiniert, Chromatophoren, Leukosin Fett und Öl. Die Chromatophoren sind zu derb hervortretend. (Orig.)

Die völlig rhizopodial gewordene *Rhizochloris* ordnet sich ebenfalls hier sehr schön ein: eine winzige kleine Amöbe mit Lobopodien — aber mehreren kleinen, gelbgrünen Chromatophoren, die völlig denen der Heterokonten gleich sind. Ein deutlicher Kern. Reichliche Aufnahme organischer Körper, meist kleinerer Diatomeen (s. Fig. 27).

Auch im Süßwasser gibt es noch viel mehr solcher Formen als uns unsere Lehrbücher vermuten lassen, die aber noch recht wenig studiert sind. Dem Namen nach am bekanntesten ist vielleicht die *Chlamydomyxa* Ascher, die aber ganz anders zu deuten ist als es bis jetzt geschah, wobei ausdrücklich bemerkt sei, daß in Analogie zu *Myxochrysis* Penard's Angaben (Arch. f. Protistenk., Bd. 4 S. 296) über *Chlamydomyxa* trotz aller Zweifel zu Recht bestehen dürften.

Überblickt man die gegebenen Tatsachen, so ergibt sich unabweislich, daß morphologisch ausgesprochene rhizopodiale Formen mit gefärbten Flagellatenreihen in Zusammenhang gebracht werden können. Sowohl dadurch, daß auch völlig rhizopodiale Formen wie *Chrysothylakion* oder *Rhizochloris* ganz charakteristische Merkmale der Flagellatenreihe bewahrt haben. Dann aber auch dadurch, daß solche rhizopodiale Organisationen, die zum Teil sogar bei den „echten" Rhizopoden nicht realisierte Typen darstellen, durch zahlreiche Übergänge mit den typisch monadoid ausgebildeten Formen verbunden sind. Diese Übergänge lassen sich völlig im Sinne einer zunehmenden Entwicklung der rhizopodialen Organisation bei den Flagellaten anreihen, so daß die Möglichkeit, auch die Entwicklung aus monadoiden zu rhizopodialen Formen hätte sich in dieser Weise vollzogen, mit den bei allen phylogenetischen Schlüssen notwendigen Einschränkungen, naheliegt. Diese Entwicklung zur rhizopodialen Formen wäre dann ausschließlich unter Betonung der animalischen Ernährungsweise vor sich gegangen, auf die sich die Organisation der Flagellaten morphologisch immer mehr und mehr einstellte.

Diese allmähliche Einstellung auf die animalische Lebensweise läßt sich vielleicht durch einzelne Etappen, die aber wieder untereinander vermittelt erscheinen, charakterisieren, daß zunächst Formen kommen, die neben der holophytischen auch animalische Ernährung haben durch gelegentliche Ausbildung von Pseudopodien zur Aufnahme organischer Körperchen; dann kommen Formen, bei denen Lokalisation wie Form der Pseudo- oder Rhizopodien bereits eine gewisse Fixierung zeigen; weiter kommen Formen, die für kurze Zeit, also vorübergehend und völlig amöboid resp. rhizopodial werden, normalerweise aber im Flagellatenstadium leben. An diese schließen sich Formen an, die im ontogenetischen Abschlußstadium, also in der charakteristischen vegetativen Form, im gewöhnlichen Leben, rhizopodial sind, bei der Vermehrung aber immer noch zum Flagellatenstadium als Propagationsform zurückgreifen, also Schwärmer ausbilden. Diese werden aber immer mehr zurückgebildet, bis schließlich Formen zustandekommen,

die sich ausschließlich dadurch vermehren, daß bei der Zwei- oder Vierteilung direkt rhizopodiale Formen, (meistens) nackte Amöben, entstehen, die sich dann zu fertigen Individuen entwickeln, während das Flagellatenstadium völlig verloren geht. In diesem Stadium kommt es dann zur Ausbildung von derart rhizopodialen Formen, daß sie „echte" Rhizopoden in ihrer morphologischen Organisation nicht nur erreichen, sondern auch bei den „echten" Rhizopoden noch nicht bekannte, vielleicht sonst überhaupt nicht realisierte Typen darstellen.

All dies läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß zumindest ein Teil der Rhizopoden phylogenetisch auf Flagellaten zurückgeht, eine Ansicht, die ich bereits 1907 äußerte und die ich seither in mehreren Arbeiten Schritt für Schritt zu stützen suchte, bis ich die Theorie 1915 im Arch. f. Protistenk. Bd. 34 S. 81 in geordneter Weise klar darstellte. An dieser Tatsache ändert auch der Umstand nichts, daß Doflein all diese Arbeiten entweder verschweigt, oder zwar zitiert, aber inhaltlich verschweigt und eine Haltung einnimmt, als rühre die ganze Idee der Ableitung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellaten von ihm her. Diesbezüglich sei auf mein Nachwort „in eigener Sache" verwiesen.

2.

Die Entwicklung farbloser rhizopodialer Organisationen bei den Flagellaten.

Nun sind aber die meisten Rhizopoden farblos, sie haben auch nicht andeutungsweise die Apparatur der Chromatophoren, die zur pflanzlichen CO_2-Assimilation notwendig ist [1]). Es ist nun bereits sehr wertvoll zu sehen, daß völlig rhizopodiale Organisationen noch soweit Beziehung mit den gefärbten Reihen haben, daß sie diese Beziehung in dem Chromatophorenapparat, dem Assimilat, erkennen lassen.

Nun gibt es von vornherein zwei Möglichkeiten, die ja bereits im Vorstehenden angedeutet wurden, daß farblose rhizopodiale Organisationen entstehen: entweder solche rhizopodiale Organisationen

[1]) Eine Ausnahme macht *Paulinella* Lauterborn; gerade ihre innere Morphologie ist noch wenig studiert; das was ich über sie sah ist nicht ganz eindeutig; so sehr interessant für meine ganze Idee der Ableitung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellaten eine Chromatophoren führende Rhizopode wäre, so möchte ich sie derzeit noch nicht, eben wegen der unsicheren Kenntnis der Chromatophoren, auswerten. (Es dürfte doch eine Symbiose vorliegen.)

homolog denen, die von den gefärbten Flagellaten gebildet werden, werden auch von den farblosen Flagellatenreihen gebildet. Oder aber es besteht die Möglichkeit, daß bei der rhizopodialen Entwicklung der gefärbten Flagellatenreihen und reziprok zu ihr ein Verlust des Chromatophorenapparates (Apoplastidie) eintritt, entweder sukzessive oder aber durch plötzlichen Verlust des Chromatophorenapparates, z. B. durch Teilungshemmung des oder der Chromatophoren.

Diese Möglichkeiten sind von vornherein denkbar und verdienen erörtert zu werden.

Ich wende mich zur ersteren, daß auch farblose Flagellatenreihen imstande sind Rhizopodenorganisationen auszubilden.

Es ist ja von vornherein wenig wahrscheinlich, daß sich die farblosen Flagellatenreihen anders verhalten sollten als die gefärbten, vielleicht um so weniger, als sie durch ihre Einstellung auf die heterotrophe Lebensweise von vornherein ökologisch plastischer sind als die autotrophen.

Nun hat sich durch die Untersuchungen der letzteren Zeit herausgestellt, daß eine Reihe Angehöriger der farblosen Flagellaten sich mit Sicherheit auf die gefärbten Flagellaten zurückführen läßt (SCHERFFEL, ALEXEIEFF, PASCHER), so sind Angehörige der Gattungen *Monas*, *Oikomonas* (SCHERFFEL) zu den Chrysomonaden gehörig, *Oxyrrhis* (SENN) ist eine Dinoflagellate, *Furcilla* ist eine Volvocale (PASCHER), *Phyllomitus* eine Cryptomonade (PASCHER), *Anthophysa* (SCHERFFEL), *Cephalothamnion*, *Dendromonas*, *Stilobryon* (PASCHER) sind farblos gewordene Chrysomonaden — kurz wir sehen, daß in den farblosen Reihen farblos gewordene Endglieder gefärbter Flagellatenreihen zahlreich vorhanden sind. Diese Zahl farbloser Flagellaten, die sich mit Sicherheit auf gefärbte Reihen zurückführen lassen, wird sich gewiß noch erhöhen. Manche farblose Gattungen sind aber soweit an die heterotrophe Lebensweise angepaßt, daß sie einen solchen Anschluß nicht mehr erkennen lassen. Und so erscheint es als höchstwahrscheinlich, daß die farblosen Flagellatenreihen zu den gefärbten eine solche Stellung einnehmen, wie die farblosen niederen Pilze zu den Algen, — man wird sie als farblos gewordene Seitenreihen der gefärbten Flagellatenreihen auffassen müssen, ohne daß es im einzelnen Falle mehr möglich ist, die gefärbte Reihe, an die sie anschließen, nachzuweisen. Und darum haben bereits einzelne Forscher wie ALEXEIEFF z. B. die Monadidae als farblos gewordene Chrysomonaden ansprechen wollen.

Und darum habe ich bereits **1914**, also lange vor DOFLEIN, der dies für sich in Anspruch nimmt, in meiner Süßwasserflora **Bd. 1 p. 12**

darauf hingewiesen, daß weder die Pantostomatinae noch die Protomastiginae einen ursprünglichen Eindruck machen, sondern direkt oder indirekt auf gefärbte Reihen zurückzugehen scheinen, ohne daß wir den Anschluß nachweisen können. 1914 habe ich dann in der Arbeit „Über Flagellaten und Algen" nochmals ausdrücklich betont, daß wir die farblosen als sekundär angepaßte Formen aufzufassen haben.

In der Notiz „Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 36, S. 440) führte ich dann den Gedanken daran konsequent durch und stellte dort den gefärbten Reihen die farblosen Reihen der Pantostomatinae, Distomatinae, Protomastiginae als farblos saprophytisch, parasitisch oder animalisch gewordene Flagellaten, ohne sicher erkennbaren Anschluß an gefärbte Flagellatenreihen gegenüber.

In der 4. Auflage des Lehrbuches von Doflein (1916) kommt Doflein zu einer analogen Anschauung, er stellt dies aber hier als Ergebnis seiner eigenen Studien dar, ohne meine bereits vorher gemachten gleichen Angaben und Ideen auch nur zu erwähnen.

So ist es ziemlich wahrscheinlich, daß alle farblosen Flagellaten auf gefärbte zurückführen, ein Teil läßt sich ja noch mit solchen in Zusammenhang bringen, andere haben sich ja so weitgehend verändert, daß ein solcher Anschluß nicht mehr möglich ist. Daß aber auch bei den dauernd farblosen, zum größten Teile anschlußlosen Flagellaten animalische reichliche Ernährung vorkommt, geht ja schon aus der Einteilung dieser Formen hervor, die der ausgezeichnete Flagellatenkenner Senn vornahm, wenn er nach den für die Aufnahme organischer Nahrung vorhandenen Stellen: Pantostomatinae, Distomatinae und Protomastiginae unterschied.

A. *Rhizopodiale Stadien farbloser Monaden.*

Es liegen ja bereits Beobachtungen für völliges Amöboidwerden farbloser Monaden vor, und Gattungen wie *Mastigamoeba*, die eigentlich eine begeißelte Amöbe ist, stellen ja eine schöne Brücke von Flagellaten zu Amöben dar. *Mastigamoeba* wurde, wenn auch in umgekehrtem Sinne phylogenetisch ausgewertet. Ich konnte eine *Mastigamoeba*-Art (Fig. 36) vorübergehend völlig amöboid werden sehen, und die Verhältnisse lagen genau so wie bei den gefärbten Monaden, die vorübergehend amöboid oder rhizopodial wurden, wie sie oben an *Chromulina commutata*, *Chrysamoeba*, *Ochromonas* beschrieben wurden.

Das ist ja nicht weiter verwunderlich, wenn wir bedenken, daß nach den Untersuchungen Scherffel's, Pascher's und Alexejeff's, die Doflein in seinen Arbeiten übergeht, die Monadaceen, im weitesten Sinne des Wortes, farblos gewordene Chrysomonaden sind.

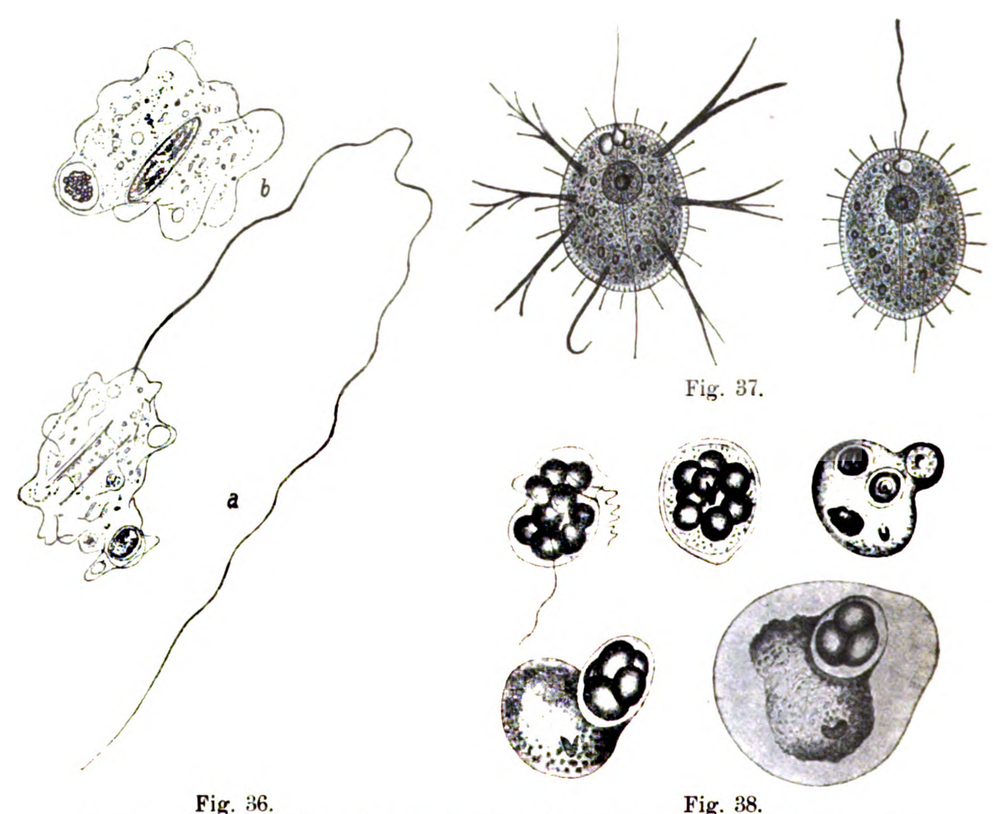


Fig. 36. Eine *Mastigamoeba*, a im Monaden-, b im Rhizopodenstadium ohne Geißel. (Orig.)

Fig. 37. *Thaumatomastix* Lauterborn, eine farblose Chloromonadine, a mit, b ohne Rhizopodien (nach Lauterborn aus Süßwasserflora Bd. 2).

Fig. 38. *Spirodinium hyalinum* Schilling, monadoide und amöboide Zustände, letztere mit reichlicher Nahrungsaufnahme (nach Schilling).

Daß aber farblos gewordene Glieder einer gefärbten Flagellatenreihe sich an der rhizopodialen Entwicklung genau so beteiligen wie die gefärbt gebliebenen Glieder, das sehen wir unter den gefärbten Flagellatenreihen wiederholt, und hier gibt es von bloß angedeuteter animalischer Ernährung bis zu vorübergehend amöboiden Stadien

alle Übergänge. Über letztere wird ja noch ausführlich berichtet. Hier sei nur als Beispiel *Thaumatomastix* LAUTERBORN (Fig. 37), erwähnt, die eine farblose Chloromonadine ist und gelegentlich radiar ausstrahlende kräftige Rhizopodien bildet, dabei aber monadoid bleibt und *Spirodinium hyalinum*, das nach SCHILLING [1]) (Fig. 38) vorübergehend völlig amöboid wird und reichlich animalische Nahrung aufnimmt.

Und gerade diese Beispiele rhizopodialer Stadien bei farblos gewordenen Gliedern gefärbter Monadenreihen, lassen es uns begreiflich erscheinen, wenn wir Gleiches auch bei den durchaus farblos und an-

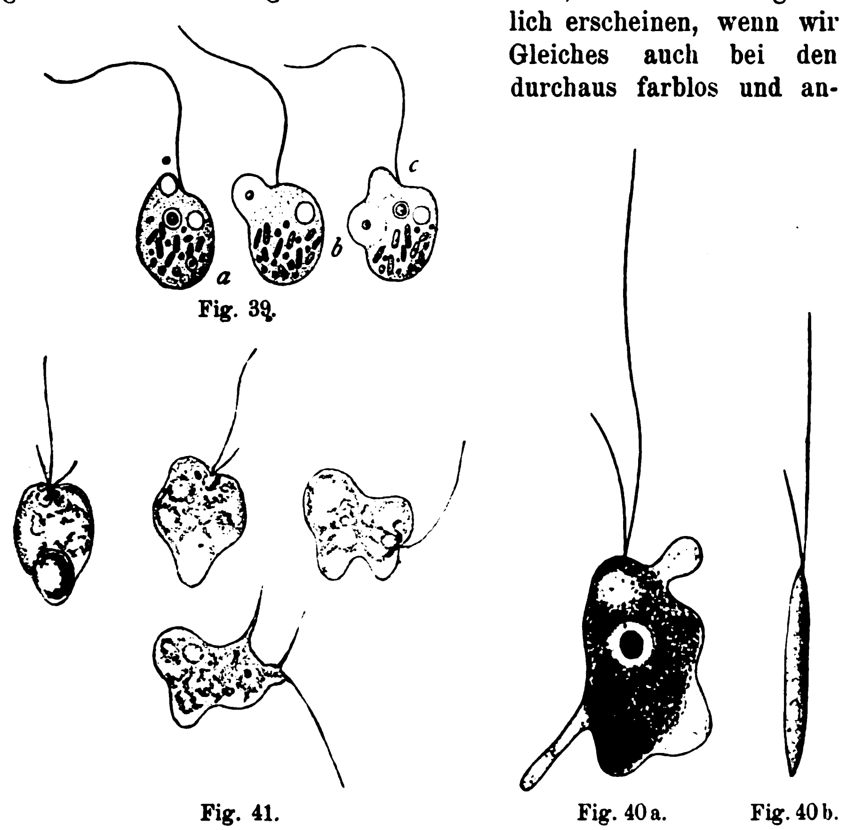


Fig. 39. *Ochromonas termo* (EHRENBERG) KENT, animalische Ernährung (nach LEMMERMANN).

Fig. 40. *Polypseudopodius* PUSCHKAREFF. a mit, b ohne die zahlreichen Pseudopodien (nach PUSCHKAREFF aus Süßwasserflora Bd. 1).

Fig. 41. *Monas amoeboidea*, allmählicher Übergang der Monade zur Amöbe. (Orig.)

---

[1]) SCHILLING: Die Süßwasserperidineen. Marburg Diss. 1891.

schlußlos gewordenen Flagellatenreihen finden und auch hier Reihen bis zu völlig rhizopodial gewordenen Typen aufstellen können. Deshalb sind auch nur einige Beispiele nötig: *Oikomonas* (Fig. 39), die imstande ist bestimmte Pseudopodien zu bilden, *Polypseudopodius* (Fig. 40) Puschkareff, die als Monade völlig amöboid ist. Ferner die Mastigamöben, die ja auch nicht einheitlich sind und eigentlich nichts anderes als begeißelte Amöben darstellen. Eine *Monas*-Art wurde von mir lange kultiviert, die sich oft in allerkürzester Zeit durch Einschmelzen der Geißel völlig in eine Amöbe umwandelte (vgl. Fig. 41).

Diese beistehenden Figuren einer nicht näher bestimmten *Monas*-Art zeigen, daß eine dauernd farblose Monade völlig amöboid wird. Und auch bei *Anthophysa* ist trotz der komplizierten kopfigen Kolonien Gleiches angegeben. Hartmann und Chagas zeigten dies auch für eine *Spongomonas* auf. Hier verdienen ja auch bereits Typen, wie *Vahlkampfia*, genannt zu werden, die später noch eine Betrachtung finden. Bei *Trichomonas* sah Schaudinn amöboide Formen.

So scheint es mir ausgemacht und wir haben keinen Gegengrund, daß auch aus den farblosen Flagellatenreihen rhizopodiale Organisationen gebildet werden können, was ja von vornherein bereits zu vermuten war, da wir alle Ursache haben, die farblosen Flagellatenreihen als farblos gewordene Seitenglieder der gefärbten Reihen anzusprechen, die den Anschluß an diese verloren haben.[1])

Aber ebenso sicher wie bei den Flagellaten durch die Betonung der saprophytischen und animalischen Ernährung Reduktion und Verlust des Chromatophorenapparates bei der gefärbten Reihe entsteht, also Apoplastidie, um den kurzen Ausdruck von Ch. Ternetz zu gebrauchen, eintritt, so kann dies unter denselben Umständen auch bei den von ihnen ausgebildeten rhizopodialen Organisationen der Fall sein, um so mehr, als sie ja durch die zunehmende Betonung der animalischen Ernährung der holophytischen Ernährung, die dazu noch an bestimmte äußere Bedingungen gebunden ist, enthoben werden.

B. *Cromatophorenverlust infolge Teilungshemmung.*

Die rascheste Form der Chromatophorenverluste ist die, daß durch Teilungshemmung der Chromatophoren bei der Teilung der eine Teil keinen Chromatophoren mitbekommt. Diese Art des

[1]) Daraus geht auch klar hervor, daß die farblosen Flagellatenreihen nur künstlich gebildete Reihen, heterogen und polyphyletisch sind!

Farbloswerdens ist bei den Algen bereits lange bekannt, auf sie gehen die allermeisten farblosen Mutationen in Algenkulturen zurück, die beobachtet wurden, und erst in letzter Zeit hat LIESKE[1]) dies wieder betont. Die Sache als solche ist keineswegs neu, und war bereits aus den Kulturen gefärbter Flagellaten und Algen, speziell auf festen Nährboden, bekannt.

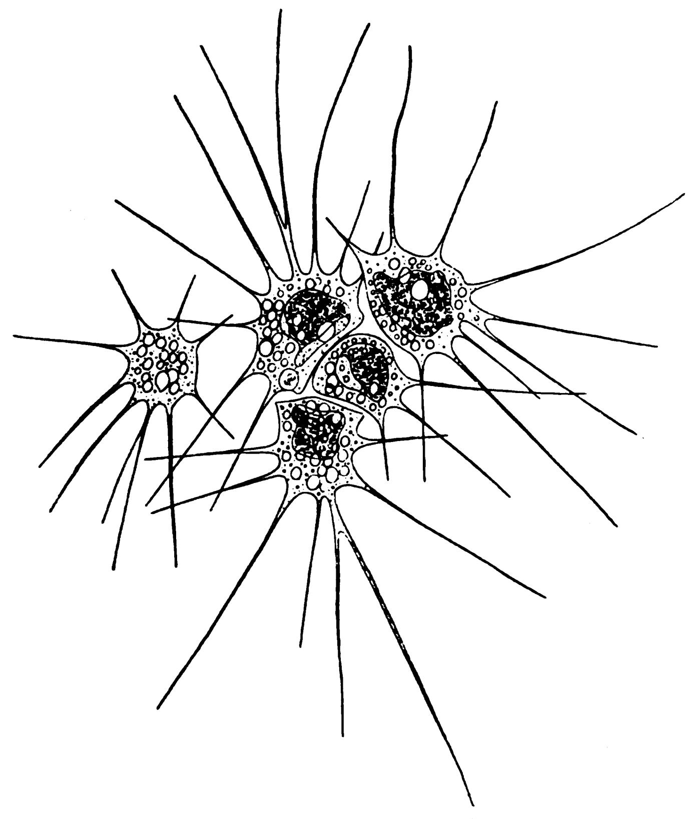


Fig. 42. *Rhizochrysis scherffelii* PASCHER (Chrysomonade). Im Netz bekam das linke äußerste Individuum durch Teilungshemmung keine Chromatophoren mit (nach SCHERFFEL aus Süßwasserflora Bd. 2).

Es bietet daher von vornherein nichts Verwunderliches, wenn solche Teilungshemmungen auch bei rhizopodialen Ausbildungen gefärbter Flagellaten vorkommen und auf diese Weise farblose, also auch physiologisch völlig rhizopodiale Individuen entstehen. Auf

[1]) LIESKE: Serologische Studien an Grünalgen. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. Nat. Klasse Abt. B. 1916.

das Vorkommen solcher durch Teilungshemmung der Chromatophoren farblos gewordener bei rhizopodial gewordenen gefärbten Flagellaten hat zuerst Scherffel[1]) hingewiesen: er beobachtete (Fig. 42) bei einer rhizopodialen Chrysamöba (die aber zu *Rhizochrysis* Pascher zu stellen ist und *Rhizochrysis Scherffelii* heißt) in kleinen Nestern gefärbter Individuen auch vereinzelt völlig farblose; die also auch

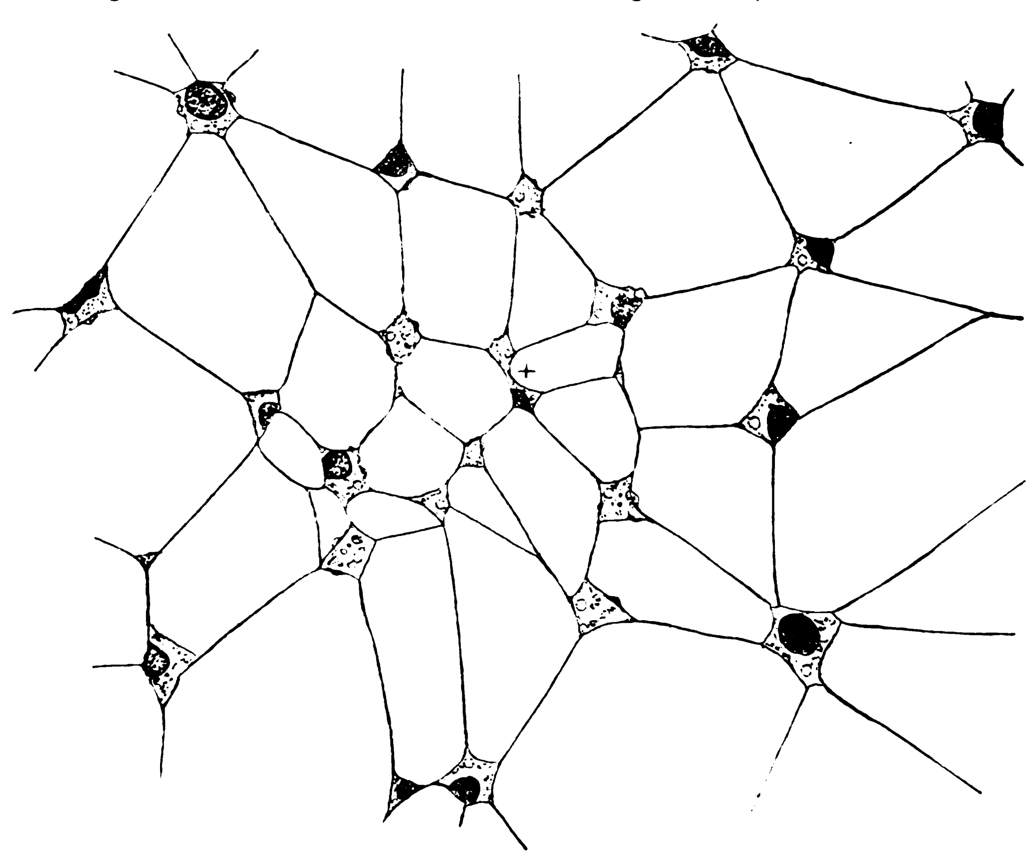


Fig. 43. *Chrysarachnion* Pascher. Im Netz ist ein kleines Nest farbloser Amöben vorhanden, bei + Amöbenteilung mit Teilungshemmung der Chromatophoren; die eine Amöbe ist farblos (Chrysomonade). (Orig.)

durch den Mangel des Chromatophorenapparates mit „echten" rhizopodialen Amöben übereinstimmten. Doflein hat dieselbe Beobachtung ebenfalls an *Rhizochrysis* wiederholt gemacht und gezeigt, daß tatsächlich Teilungshemmung vorliegt. Sehr schön kommen derartige

[1]) Scherffel: Bot. Ztg. 1901, LIX, S. 143.

Teilungshemmungen auch vor bei dem filarplasmodialen *Chrysarachnion* Pascher; hier bekommen ebenfalls einzelne Individuen durch Teilungshemmungen manchmal keine Chromatophoren mit; sie teilen sich dann noch eine Zeitlang weiter. Da bei *Chrysarachnion* die einzelnen Individuen netzartig miteinander im Verbande bleiben, so bilden sich dann inmitten der gefärbten Individuen Nester farbloser Individuen, wie dies deutlich an der Fig. 43 zu sehen ist.

Hierher zu gehören scheint mir auch die Entstehung farbloser Schwärmer und Amöben bei der fusions-plasmodialen *Myxochrysis* Pascher, bei der sich die Plasmodien gelegentlich encystieren und dann nach Zerklüftung des vielkernigen Plasmas, oft vielkernige dickwandige Cysten (vgl. Fig. 45) bilden. In diesen vielkernigen Cysten erfolgen dann Teilungen, und da die Zahl der Chromatophoren in den Cysten nicht immer der Zahl der Kerne entspricht, so bekommen manchmal einzelne aus diesen Cysten gebildete Schwärmer oder Amöben keine Chromatophoren mit und sind farblos, und geben damit farblosen Plasmodien den Ursprung.

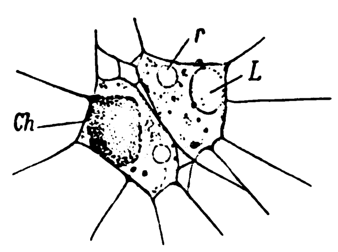


Fig. 44. Einzelamöbe von *Chrysarachnion* in Teilung, die rechte Tochteramöbe bekam keinen Chromatophor mit, da der Chromatophor die Teilung nicht mitmachte.

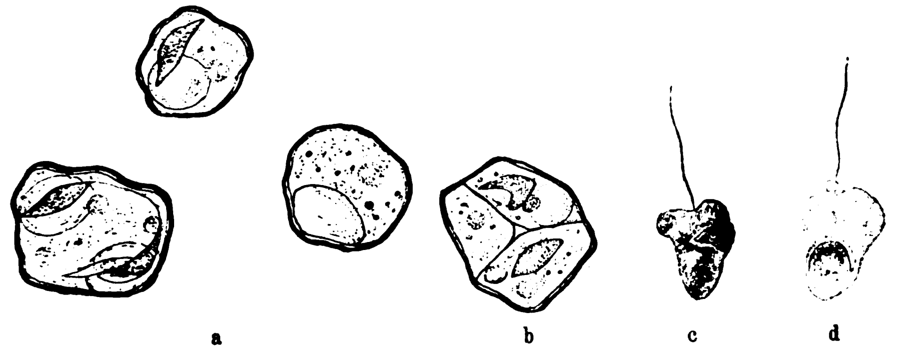


Fig. 45. *Myxochrysis* Pascher. Cysten mit und ohne Chromatophoren. Cysten mit Teilung des Protoplasmainhaltes; manche Teilstücke haben keine Chromatophoren mitbekommen. c, d daraus hervorgegangene Schwärmer mit und ohne Chromatophoren. (Orig.)

Im allgemeinen möchte ich aber der **Entstehung farbloser rhizopodialer Organisationen durch Teilungshemmungen im Chromatophoren keine besondere**

phyletische Bedeutung zumessen und kann Doflein, der anscheinend dieser Form viel Bedeutung zumißt, weil er sie zufällig selbst sah, nicht folgen. Ich erwähnte bereits, daß auch bei den Algen auf diese Weise farblose Formen entstehen. Und auch hier macht es den Eindruck, als ob derartige Mutationen nicht ganz dieselbe Lebensfähigkeit hätten, wie die gefärbten Individuen.[1]) Die Untersuchungen an *Chrysarachnion*, das, wie bereits früher auseinandergesetzt, derartige farblose Einzelindividuen durch Teilungshemmung des Chromatophoren bildet, haben mir gezeigt, daß derart entstandene farblose Individuen wohl eine Zeitlang mit den gefärbten in bezug auf die Teilungen Schritt halten, sich aber dann erschöpfen und dann wesentlich zurückbleiben gegenüber den gefärbten und oft sogar degenerieren. Es ist dies dieselbe Beobachtung, die ich auch an flächenförmige Kolonien bildenden, gefärbten Algen machte, wenn in ihnen durch Teilungshemmungen farblose Individuen auftraten. Darüber soll ja noch eine ausführliche Arbeit kommen.

Es scheint ganz als ob durch den plötzlichen Ausfall eines derart integrierenden Bestandteils wie der Chromatophoren, eine bedeutende Störung im Haushalte der Einzelzelle einträte, die wohl eine Zeitlang ertragen werden kann, sich aber nicht auf die Dauer ausgleichen läßt, was ja bei der bedeutenden Rolle, die der Chromatophor durch seine CO_2-Assimilation für die Ernährung der Einzelzellen hat, eigentlich leicht einleuchtet. So hat diese Form der Entstehung farbloser rhizopodialer Form wohl mehr theoretisches als allgemeines Interesse. Wobei allerdings nicht verschwiegen werden kann, daß der Chromatophorenverlust durch Teilungshemmung dadurch, daß er direkt beobachtet werden kann und rasch verläuft, besonders für den, der das ganze schwierige Kapitel der Erschöpfungsphysiologie resp. die einschlägige Literatur nicht übersieht, etwas an sich hat, das zu einer ungerechtfertigten Verallgemeinerung verlockt.

C. *Mit Chromatophorenreduktion im Sinne einer allmählichen Reduktion.*

Für viel bedeutender, ja ausschlaggebender halte ich die allmähliche Rückbildung des Chromatophorenapparates. Ich weiß, ich bin mit dieser Anschauung vielleicht im Gegensatz mit den meisten experimentellen Vererbungsforschern, die auf diesem Gebiet arbeiten

[1]) Sie scheinen sich nur unter den gebotenen günstigen Verhältnissen der künstlichen Kultur zu halten.

Aber ich habe zunächst meine Erfahrungen über die immerhin beschränktere Vegetationskraft jener Formen für mich, die den Chromatophorenapparat plötzlich verloren haben und diesen Verlust nicht leicht zu kompensieren scheinen! Dann aber auch das, was wir über die Ableitung farbloser von gefärbten Formen wissen. Vor allem der Umstand, daß wir zwischen den gefärbten Gliedern einer Reihe und ihren farblos gewordenen keinen unvermittelten Sprung sehen, sondern die Formen im Sinne eines Überganges, einer allmählichen Reduktion anordnen können! Wieder, wie oben, seien die Chlamydomonaden erwähnt: solche mit kräftigen Chromatophoren und katharob lebend; gleiche aber saprob lebend; saprob lebende mit deutlicher Verkleinerung des Chromatophoren, der schließlich bei *Chl. viridemaculata* PASCHER nur mehr ein kleines, blaßgrünes Plättchen darstellt; Formen ohne Chromatophor aber noch mit Pyrenoid (*Tetrablepharis*) und solche ohne Pyrenoid, aber mit Stärke als Assimilat (*Polytoma*), bis schließlich Formen (*Tussetia* PASCHER) resultieren, die nur mehr Fett und Öle haben und nur durch die bestimmte, geschlechtliche Fortpflanzung als Chlamydomonaden erkannt werden können, bei Unkenntnis derselben aber als Protomastigine (*Amphimonas*) angesehen hätten werden müssen.

Und ich möchte sowohl bei den farblosen Flagellaten wie bei farblosen rhizopodialen Organisationen der allmählichen Reduktion des Chromatophorenapparates als Einstellung auf die organische resp. animalische Ernährung nach wie vor das Wort halten. Ja, ich stelle mir vor, daß eine solche allmähliche Reduktion des Chromatophorenapparates bei den Flagellatenformen, die rhizopodiale Organisationen ausbilden und die animalische Ernährung betonen, rascher vor sich geht, als bei solchen, die monadoid bleiben.

Leider stehen die Experimente aus, aus dem einfachen Grunde, weil wir noch keine Methoden haben, derartige rhizopodiale Organisationen zu kultivieren; ist ja gerade erst das Problem der „Amöben"-Kultur einigermaßen, wenn auch nicht allgemein, gelöst; ja das der Kultur derartiger ernährungs-physiologischer Formen, die die tierische Lebensweise auf Kosten der pflanzlichen auszubilden beginnen, überhaupt noch nicht in Angriff genommen, obwohl es eigentlich eines der fundamentalsten ist.

So kenne ich für meine Auffassung eigentlich nur die direkten Beobachtungen und die einschlägigen Experimente, die an Flagellaten gemacht wurden und den Umstand, daß Formen mit plötzlichem Chromatophorenverluste, nicht die volle Lebenskraft zu haben scheinen.

Allerdings sind eine Reihe von Beobachtungen gemacht, daß bei rhizopodial werdenden Organisation Chromatophorenreduktionen eintreten. So besitzt *Poteriochromonas* Scherffel (Fig. 46) einen auffallend kleinen, oft keinen Chromatophoren. Eine *Rhizochrysis*-Art (Fig. 47) die lange studiert wurde, hatte zwar noch Chromatophoren, aber so klein und manchmal so arm an Farbstoff, daß sie fast der Beobachtung entgingen. Auch bei dem vorhergehenden, einer monothalamen Foraminifere so ähnlichen *Chrysothylakion*, sind die Chromatophoren bereits in Reduktion ungemein zart und farbstoffarm.[1] [2]

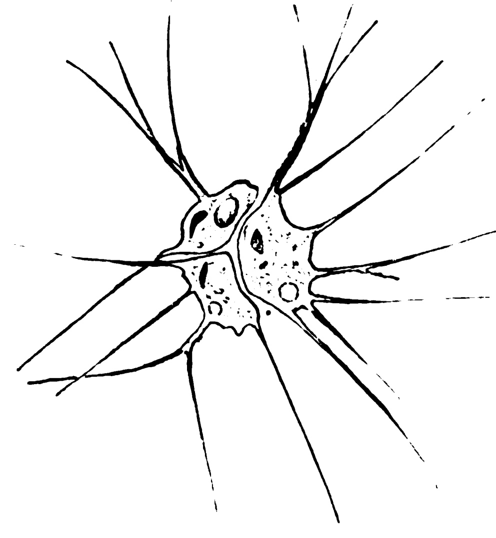


Fig. 46. Fig. 47.

Fig. 46. *Poteriochromonas* Scherffel. Sehr kleine Chromatophoren; manchmal Einzelindividuen ohne Chromatophoren (linkes Individuum) (nach Scherffel).

Fig. 47. *Rhizochrysis microphaea* Pascher, eine Rhizochrysis mit bereits sehr kleinen Chromatophoren. (Orig.)

Um kurz zusammenzufassen, farblose rhizopodiale Organisationen können aus gefärbten Flagellatenreihen entstehen, wie es ja schon aus der Tatsache naheliegt, daß farblose Flagellaten in gefärbten ihren Ursprung haben. Dabei ist die Möglichkeit gegeben, daß aus diesen farblos gewordenen Flagellaten sich rhizopodiale Organisationen entwickeln, wie auch daß aus rhizopodialen Organisationen gefärbter Flagellaten farblose zustandekommen, sei es durch plötzlichen Chromatophorenverlust durch Teilungshemmung, sei es als allmähliche

---

[1]) Die Abbildung Arch. f. Protistenk. Bd. 36 Taf. 9 Fig. 2, 5, 7 gibt leider die Chromatophoren viel zu kräftig wieder (vgl. dazu den Text).

[2]) Auch bei der plasmodialen *Myxochrysis* sind die Chromatophoren anscheinend reduziert, sie sind zu auffallend klein.

Anpassung an die immer mehr durchgreifende Ernährung im Sinne einer allmählichen Reduktion des Chromatophorenverlustes. Ich persönlich neige zur ersten, vor allem aber zur dritten Möglichkeit.

Sei es nun so oder so, kommen farblose rhizopodiale Organisationen auf diese oder jene Weise zustande, eine Tatsache ist fest, wir kennen farblose, dauernd rhizopodiale Organisationen, die mit Bestimmtheit

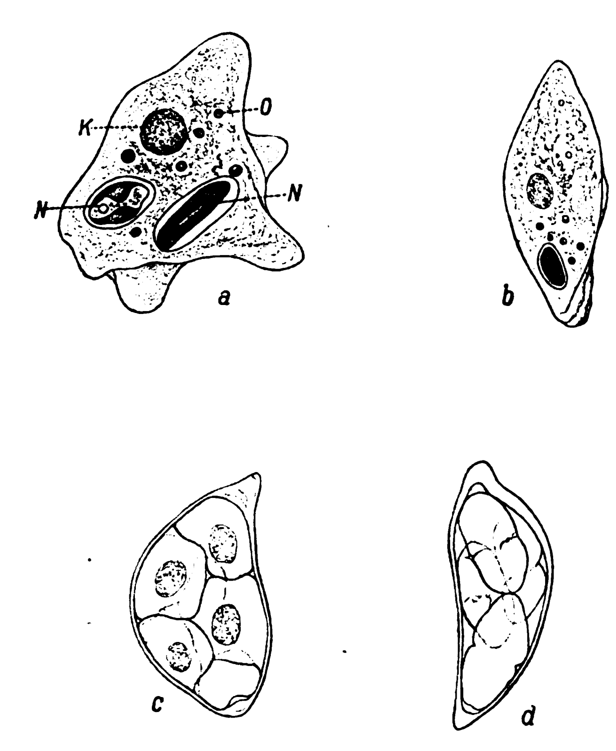


Fig. 48.

Eine völlig amöboid gewordene marine Dinoflagellate *Dinamoebidium* PASCHER. (Orig.) Die von *Dinamoebidium* gebildeten charakteristischen zweikernigen Peridineencysten, in denen die Teilprodukte in Form kleiner Gymnodinien gebildet werden. (Orig.)

ihren engeren Anschluß an eine gefärbte Flagellatenreihe erkennen lassen.

Zwei Beispiele seien gegeben; eines wurde bereits mehrfach erwähnt.

4*

Im Meere lebt eine ziemlich große Amöbe *Dinamoebidium* (Fig. 48), die im Wesen gar keine Unterschiede gegen andere Amöben aufweist. Nur teilt sie sich nie im beweglichen Zustande.[1]) Sie ist völlig farblos und zeigt keine Andeutung von der Verwandtschaft mit irgendeiner Flagellatenreihe. Und doch steht sie einer Flagellatenreihe in sinnfälligster Weise nahe. Sie bildet zweihörnige Cysten und darinnen 4—8 Schwärmer, die ohne Kenntnis ihrer Zusammenhänge völlig für Gymnodinien gehalten werden müßten. *Dinamoebidium* ist eine völlig amöboid gewordene Dinoflagellate und ihr Anschluß an die Dinoflagellaten wäre nie mehr erkennbar gewesen, würde sie nicht die *Gymnodinium*-artigen Schwärmer und die zweihörnigen Cysten bilden (Fig. 49).

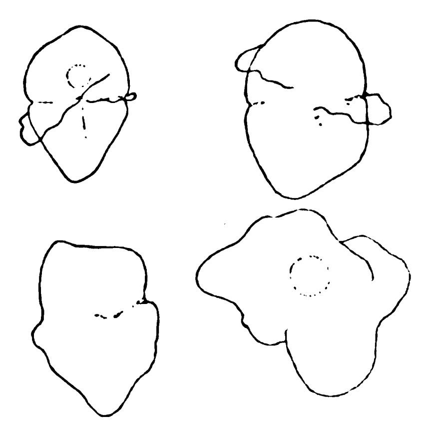


Fig. 49. *Dinamoebidium.* Übergang von diesen vorübergehend als Vermehrungs- und Verbreitungsmittel gebildeten dinoflagellatenartigen Schwärmern zu den Amöben. (Orig.)

Im Süßwasser beobachtete ich eine andere kleine Amöbe, die ebenfalls als solche gar keinen Anhaltspunkt für ihre Verwandtschaft bot: und doch bildet sie kugelige, gallertumhüllte Stadien aus, in denen kleine, zweigeißelige Schwärmer entstehen, die kopulieren und nun mehrschichtige Zygoten liefern: *Gametamoeba* ist eine amöboid gewordene Chlamydomonadine.

Ist *Gametamoeba* eine amöboide Chlamydomonadine, so stellte sich bei meinen Untersuchungen eine andere farblose kleine Amöbe als eine farblos gewordene amöboide Chrysomonade heraus, die wohl keine Schwärmer mehr wie *Dinamoebidium* oder *Gametamoeba* bildete, sondern gelegentlich die charakteristischen Kieselcysten der Chrysomonade bildete, aus denen direkt Amöben hervorgingen: *Leukochrysis* (vgl. Fig. 50).

Auf verschiedenen Fadenalgen des Süßwassers finden sich manchmal kleine, breitkegelige, sehr stark kalkinkrustierte Gehäuse, die apikal eine Öffnung haben. In diesem Gehäuse lebt ein völlig farbloser Protoplast, mit kontraktilen Vakuolen, Kern und einem apikalen

[1]) Das ist ja nichts Auffälliges, in jeder Flagellatenreihe gibt es Typen, die sich nur im unbeweglichen Palmella- oder Gloeocystenstadium teilen!

Rhizopodium, das er durch die Öffnung streckt: nichts verrät direkt seine Zugehörigkeit zu einer Flagellatenreihe, er ist völlig rhizopodial, — und doch bildet *Heterolagynion* [1]) (Fig. 51) als Reservestoff Leukosin und erweist sich damit als rhizopodial gewordener Deszendent der Chrysomonaden, bei denen er schließlich auch gefärbte Parallelausbildungen: *Lagynion* Scherffel hat.

Und auch *Myxochrysis* Pascher, dieser merkwürdige plasmodiale Organismus aus der Chrysomonadenreihe darf hier nicht vergessen werden, obwohl er noch später besprochen werden soll: auch *Myxochrysis* bildet völlig farblose Plasmodien aus, die nur daran sich als zu Chrysomonaden gehörig entpuppen, daß sie Leukosin haben und außerdem neben ihnen auch gefärbte Plasmodien vorkommen. Gehen

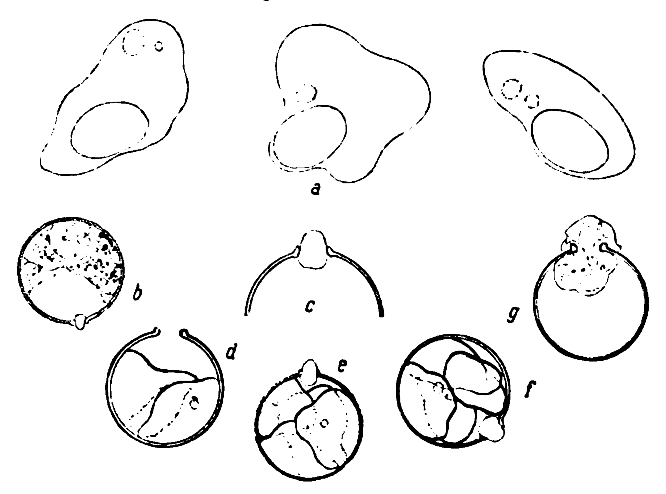


Fig. 50. *Leukochrysis*, eine Daueramöbe, die unter Umständen kugelige Kieselcysten mit Porus und Storfen ausbildet und sich damit als amöboid gewordene Chrysomonade erweist.

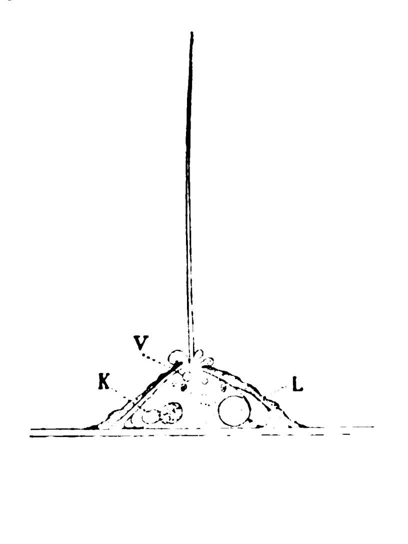
doch die farblosen Plasmodien dadurch hervor, daß, wie früher auseinandergesetzt, in den mehrkernigen Ruhestadien, einzelne Teilprodukte keinen Chromatophoren mitbekommen und daher als farblose Amöben oder Schwärmer austreten müssen. Daß aber *Myxochrysis* neben farblosen noch gefärbte Stadien ausbildet, das macht uns *Myxochrysis* gerade für die Ableitung farbloser rhizopodialer Organisationen von gefärbten Flagellatenreihen außerordentlich wertvoll (vgl. *Myxochrysis* S. 55 u. folg.).

---

[1]) Pascher: Eine farblose rhizopodiale Chrysomonade. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30 S. 152.

So ist es also tatsächlich wiederholt zur Bildung farbloser Rhizopodenorganisationen aus gefärbten Flagellatenreihen gekommen, und zwar, wie hier ausdrücklich betont sei, nicht nur bei einer bestimmten Flagellatenreihe, sondern bei mehreren, im Prinzip bei allen.

Und können wir bei der Besprechung gefärbter, rhizopodialer Organisationen aus der Beschaffenheit des Chromatophorenapparates, der Schwärmer, der Cysten bestimmte Angaben machen inbezug auf die Flagellatenreihe, auf welche die einzelnen gefärbten Rhizopoden zurückgehen, — so konnten wir dies bei den hier besprochenen farblosen rhizopodialen Organisationen ebenso tun. Allerdings stand uns kein ganzer Komplex von Merkmalen zur Verfügung, sondern nur mehr eines oder zwei: die Schwärmer und Cysten (*Dinamoebidium*); die geschlechtliche Fortpflanzung (*Gametamoeba*); die Cysten (*Leukochrysis*); der Reservestoff (*Heterolagynion*). Aber alles Merkmale, die parallel der veränderten Lebensweise der Reduktion oder Veränderung unterworfen sind. Und schon erhebt sich die Frage: was dann, wenn auch diese einzeln gebliebenen Merkmale sich verändert haben oder verloren gegangen sind? Wohin dann mit diesen so weit veränderten rhizopodialen Organisationen?



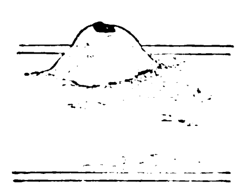


Fig. 51. Fig. 51a.

Fig. 51. *Heterolagynion* Pascher. Eine völlig farblose, dauernd rhizopodial gewordene Chrysomonade, die aber noch Leukosin hat. Fig. 51a von außen.

Eines steht aber unzweifelhaft fest: wir können auf gefärbte Flagellatenreihen nicht nur gefärbte Rhizopodenorganisationen, sondern auch ungefärbte zurückführen. Und das ist das Wesentliche.

3.

Plasmodiale Organisationen bei den gefärbten Flagellatenreihen.

Im Vorstehenden wurde gezeigt, wie rhizopodiale Organisationen, gefärbt wie ungefärbt, sich auf gefärbte Flagellatenreihen zurückführen lassen oder anders gesagt, wie aus gefärbten Flagellaten gefärbte wie ungefärbte Rhizopodenorganisationen hervorgehen können! Es handelte sich hierbei aber um Einzelorganisationen. Bei den Rhizopoden im weiteren Sinne des Wortes kommen aber auch Entwicklungen vor, die über die Einzelorganisation hinausgehen: Plasmodialbildungen, vielkernige Plasmamassen, hervorgegangen dadurch, daß sich die Einzelamöben nach den Kernteilungen nicht trennen, sondern sich entsprechend vergrößern, und diese Gebilde dann gelegentlich vegetativ verschmelzen.

Wie ich in meinen beiden letzten Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten (Arch. f. Protistenk. XXXVII S. 15) zeigte, gibt es aber auch rhizopodiale Organisationen plasmodialer Natur, die im direkten verwandtschaftlichen Zusammenhange mit gefärbten Flagellatenreihen stehen.

Filarplasmodiale Vereinigungen stellen ja bereits die Kolonien der Volvocales dar. Ein Filarplasmodium gab Lauterborn als *Chrysidiastrum* in meiner Süßwasserflora an. Ein ausgesprochenes Filarplasmodium, bestehend aus rhizopodialen Einzelamöben, die netzartig vereinigt sind, stellt *Chrysarachnion* (Fig. 52) dar. Diese Netze erreichen eine Größe bis 1—2 mm Durchmesser und stellen ganz außerordentlich raffinierte Einrichtungen für den Fang von Bakterien und kleinen Flagellaten dar, die reichlich an den Anastomosen kleben bleiben und hier verdaut werden: also ein Netz, das nicht nur als Fangapparat dient, sondern auch verdaut (Fig. 52).

Viel bedeutsamer ist aber ein Fusionsplasmodium, das mit Sicherheit auf die Chrysomonaden zurückzuführen ist: *Myxochrysis* Pascher (Fig. 53) (Arch. f. Protistenk. XXXVII S. 31). Dieser Organismus, der am Grunde stehender Gewässer lebt, hat die Form einer großen derbwandigen *Pelomyxa*, die nur dadurch auffällt, daß die Pseudopodien manchmal weniger breit sind als bei *Pelomyxa*. Der Plasmainhalt (vgl. Fig. 54), mit einer derben, braungefärbten Hülle versehen, erweist sich als sehr merkwürdig: zahlreiche kontraktile Vakuolen, viel Leukosinbällchen, dann aber auch oft (nicht immer!) viele kleine, gelbgrüne Chromatophoren, die in kettenförmigen Verbänden vorhanden sind — und zahlreiche deutlich erkennbare Kerne. Diese großen, plumpen Amöben sind daher plasmodialer Natur.

Schon durch die Chromatophoren, die Leukosinballen erweist sich der Organismus als in die Verwandtschaft der Chrysomonaden gehörig. Nun ist auffallend, daß neben diesen mit Chromatophoren versehenen Individuen auch solche vorkommen, die völlig farblos sind und Chromatophoren auch nicht andeutungsweise zeigen.

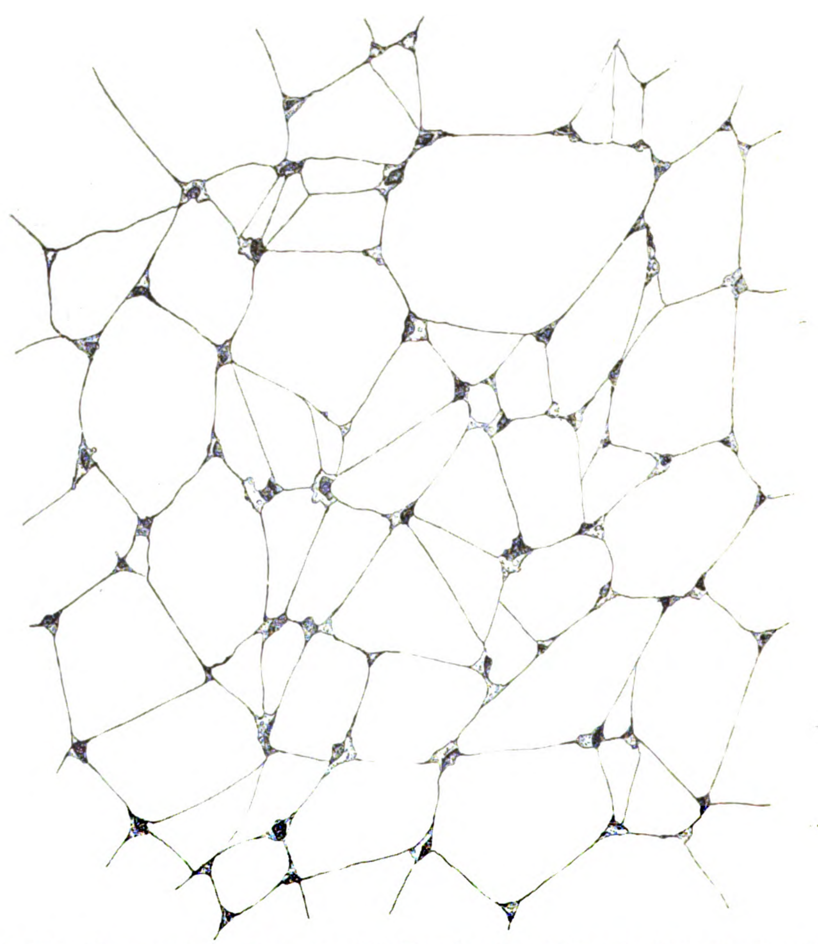


Fig. 52. *Chrysarachnion* Pascher. Die Einzelamöben bilden ein Netz, da sie mit den feinen Rhizopodien zusammenhängen. Die Netze werden 1—2 mm groß. (Orig.)

Diese plasmodialen Organisationen nehmen mittels großer Pseudopodien, die bruchsackartig die derbe Hülle sprengen, reichlich animalische Nahrung in Form von verschiedenen Algen und Flagellaten auf. Manchmal schnüren sich große Bewegungspseudopodien, die

sich dadurch von den Nährpseudopodien unterscheiden, daß sie die Hülle nicht durchbrechen, völlig ab, die Plasmodien fragmentieren sich und zerfallen in einzelne Teile, die ebenfalls mit Chromato-

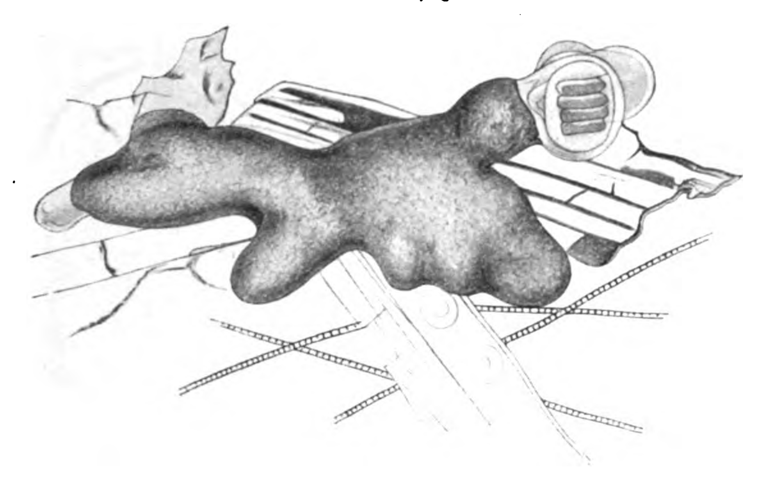


Fig. 53. *Myxochrisis*, eine vielkernige plasmodische Chrysomonadenamöbe mit derber Hülle, breiten Bewegungspseudopodien und bruchsackartigen Ernährungspseudopodien. (Orig.)

phoren, Vakuolen und mehreren Kernen versehen, wie kleinere Individuen weiterwachsen. Oft aber fusionieren mehrere Einzelplasmodien zu einem einzigen größeren Plasmodium.

Manchmal erstarrt das ganze Plasmodium mit seiner Hülle. Dann zieht sich der vielkernige Plasmainhalt zusammen (Fig. 55); es entstehen dann Klüfte und Risse, die das Plasma schließlich in viele ein- oder vielkernige Stücke zerlegen. Diese Einzelstücke wandeln sich innerhalb der Hülle in Schwärmer um, die durch Risse in der erstarrten Hülle frei werden, oder aber in kleine ein- oder mehrkernige Amöben, die ebenfalls

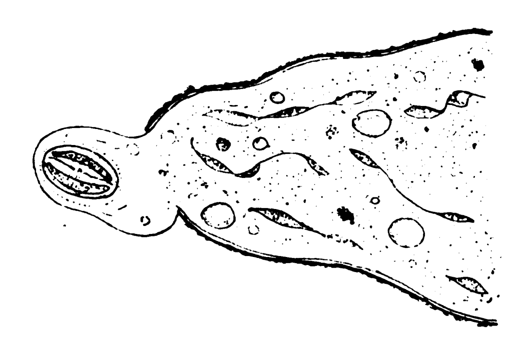


Fig. 54. Kombinierter Flächenschnitt von *Myxochrysis*, zahlreiche kettenartig verbundene Chromatophoren, zahlreiche Kerne, kontraktile Vacuolen, Leukosinballen. Durchbruch eines großen Pseudopodiums mit Nahrungsvakuole und einer aufgenommenen Diatomee. (Orig.)

nach außen gelangen. Die Schwärmer sind mit einem Chromatophoren versehen oder aber farblos, je nachdem die Einzelteile bei der Zerklüftung des Plasmas (vgl. Fig. 56) Chromatophoren mitbekamen oder nicht. Immer aber wandeln sich die Schwärmer nach

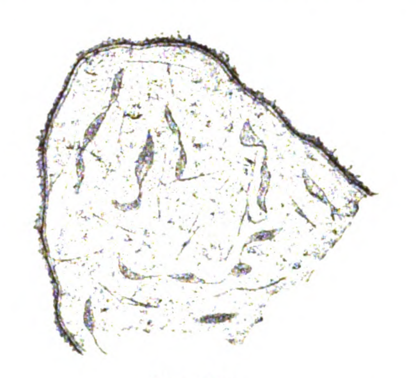




Fig. 55 a. Fig. 55 b.
Zerklüftung des Plasmas im Plasmodium bei *Myxochrysis* von der Schwärmer-, Amöben- und Cystenbildung. (Orig.)

einiger Zeit unter Verlust der Geißeln in kleine Amöben um, die sich in ihrem Verhalten genau so verhalten wie die direkt gebildeten Amöben, die ja ebenfalls gefärbt oder farblos sind! In diesen Amöben treten Kernteilungen ein, wo vorhanden teilen sich auch die Chro-

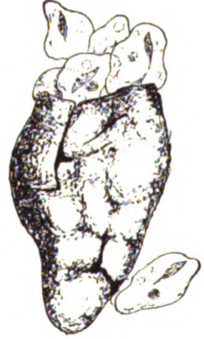
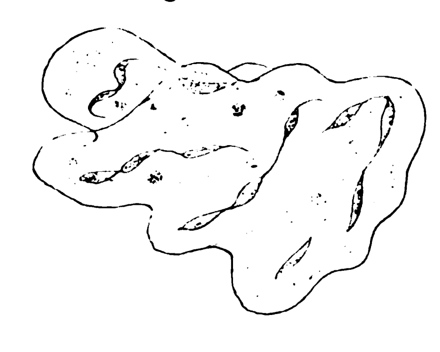




Fig. 56 a. Fig. 56 b.
Plasmodien von *Myxochrysis*, die direkt Amöben und Schwärmer bilden.

matophoren, dabei teilt sich aber der Protoplast nicht, sondern es entstehen kleine Plasmodien, die durch reichliche Stoffaufnahme sehr wachsen, und auch dadurch wachsen, daß zahlreiche Fusionen eintreten zwischen den kleinen Einzelplasmodien, auch wenn sie

sehr verschiedenen Alters sind, die einen noch fast nackt, die anderen aber bereits eine derbe Hülle haben. Dabei können auch farblose mit Chromatophoren führenden verschmelzen und daraus ergibt sich dann eine wesentliche Inkongruenz zwischen Kernzahl und Chromatophorenzahl, obwohl zunächst meist jede Einzelenergide einen Chromatophoren besitzt (Fig. 57).



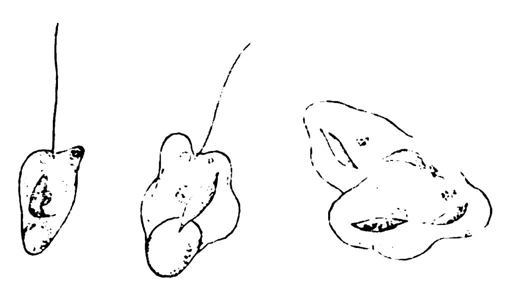


Fig. 57. Bildung neuer Plasmodien aus Schwärmern; diese Plasmodien können auch aus Amöben direkt, ob farblos oder gefärbt, gebildet werden. Sie vergrößern sich hauptsächlich durch Fusion. (Orig.)

Treten ungünstige Umstände ein, dann bilden sich die innerhalb der Hüllen durch Zerklüftung entstandenen Protoplasmateile nicht in Schwärmer und Amöben um (Fig. 58), sondern umgeben sich mit einer dicken Membran und bilden feste Dauerstadien, die ebenfalls ein oder mehrkernig gefärbt oder farblos sein können! Durch Zerbrechen der Hüllen werden auch diese Dauerzellen frei und mit der Zeit zerstreut. Aus den einkernigen entwickeln sich direkt Schwärmer oder Amöben, die mehrkernigen teilen zuerst ihre Protoplasten, oft so, daß einzelne Teilstücke Chromatophoren mitbekommen, worauf aus diesen mehrkernige Dauerstadien (vgl. Fig. 59), farblose oder gefärbte Schwärmer oder Amöben hervorgehen können. Die Schwärmer wandeln sich bald in Amöben um und alle Amöben, ob direkt gebildet oder mit Umweg über die Schwärmer, entwickeln sich in der bereits geschilderten Weise zu Plasmodien, zu völlig entwickelten *Myxochrysis*-Individuen.

Damit stellt *Myxochrysis* einen mit Sicherheit an eine Flagellatenreihe anschließbaren plasmodialen Organismus dar, der für das Problem der Entwicklung rhizopodialer Organisationen aus gefärbten Flagellatenreihen in mehrfacher Hinsicht von großer Bedeutung ist.

Die Flagellatenreihe, an die er anschließt, können nur die Chrysomonaden sein: Chromatophoren, Leukosin, Art der Hülle, vor allem die völlig *Chromulina*-artigen Schwärmer lassen keinen anderen Schluß zu!

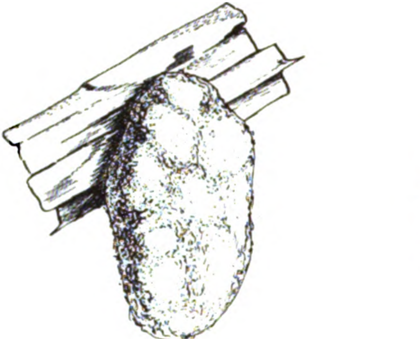




Fig. 58 a. Fig. 58 b.
Encystierte *Myxochrysis*-Plasmodien, im Innern auch zahlreiche Cysten. (Orig.)

Damit ist nachgewiesen, daß gefärbte Flagellatenreihen auch rhizopodiale Plasmodialorganisationen bilden können.

Für die Frage der Entstehung rhizopodialer Organisationen ist aber *Myxochrysis* nach zwei Gesichtspunkten sehr wertvoll.

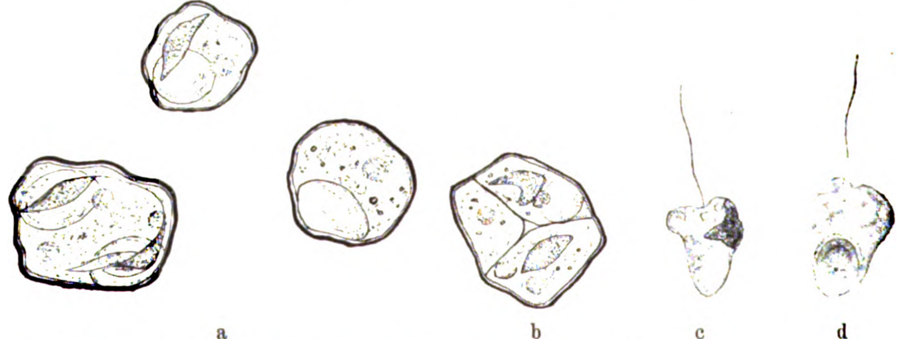


Fig. 59. *Myxochrysis* Pascher. Cysten mit und ohne Chromatophoren. Cysten mit Teilung des Protoplasmainhaltes; manche Teilstücke haben keine Chromatophoren mitbekommen. c, d daraus hervorgegangene Schwärmer mit und ohne Chromatophoren. (Orig.)

Zunächst ist *Myxochrisis* deshalb interessant, weil sie uns einen Fall rhizopodialer Organisation darstellt, der mitten in der Reduktion des Flagellatenstadiums in der Form von Schwärmern steht: aus den encystierten Plasmodien sowohl, wie auch aus den Dauerstadien innert der Plasmodien, bilden sich wohl zumeist direkt Amöben, dann

aber, wiewohl seltener, auch noch Schwärmer, wenn diese auch sehr in der Hinterhand sind.

Ferner ist aber *Myxochrysis* sehr interessant, weil sie uns einen weiteren Fall zeigt, wie farblose rhizopodiale Organisationen aus gefärbten hervorgehen: hier treten farblose Individuen neben noch gefärbten auf, normalerweise geht ja die Chromatophorenteilung gekoppelt mit der Kernteiluug, aber oft kommt es hier zu Unstimmigkeiten, in denen die Chromatophorenteilung unterbleibt und dieser Umstand, verbunden mit der Tatsache, daß bei der Zerklüftung des Plasmodiums in einzelne Stücke, auch Chromatophoren-freie Portionen herausgeschnitten werden, gibt Anlaß zur Bildung farbloser *Myxochrysis*-Individuen. Aber das ist gewiß nicht der einzige Faktor, der die Chromatophorenreduktion anzeigt: auch die Einzelchromatophoren selber sind bereits sehr klein, für Chrysomonaden sogar auffallend klein, — und sowohl dieser Umstand wie auch die Tatsache, daß die Chromatophoren meist kettenartig aneinanderbleiben und nicht völlig durchgeteilt werden, spricht für die einsetzende Reduktion der Chromatophoren als solche. Und so halte ich auch hier die Inkongruenz zwischen Kern und Chromatophorenteilung infolge Hemmung bei der letzteren nur für ein fakultatives Moment, das die Bildung farbloser Formen aus gefärbten begünstigt. Die prinzipielle Bedeutung scheint aber doch, wie ich bereits oben äußerte, die allmähliche Reduktion der Chromatophoren im Sinne einer Einstellung auf die veränderte Lebensweise zu haben.

So hat *Myxochrysis* für das ganze Problem eine ausnehmend weitreichende Bedeutung, ganz abgesehen davon, daß uns damit Formen wie die Gruppe der Myxophyta phylogenetisch verständlich werden.

4.

Zusammenfassende Darstellung der rhizopodialen Entwicklung der Flagellaten.

All das Vorausstehende hat eines mit unzweifelhafter Tatsächlichkeit ergeben: in den Reihen der gefärbten Flagellaten werden rhizopodiale Organisationen ausgebildet, bei denen der rhizopodiale Charakter zunächst nur angedeutet ist, schließlich aber so zum Durchschlage kommt, daß Formen entstehen, die morphologisch wie physiologisch völlig rhizopodial sind und „echte" Rhizopoden darstellen.

Die Entwicklung zu solchen völlig rhizopodialen Organisationen erfolgt nicht unvermittelt; sie hängt innig mit der Fähigkeit zur

animalischen Ernährung zusammen und stellt eigentlich nichts anderes dar, als eine völlig durchgeführte Anpassung an die animalische Ernährung der Flagellaten durch direkte Aufnahme organischer Körperchen in das Plasma. Daraus ergibt sich aber sofort, daß die rhizopodiale Form in keiner Weise und in keiner Ausbildung, sei es als einfache „Amöbe“ oder als morphologisch und physiologisch vollwertiger Rhizopod ein Charakteristikum für primitive Organisation ist, im Gegenteil die Rhizopodenorganisation ist im Hinblick auf die Flagellatenorganisation etwas Erworbenes.

Und da sie etwas Erworbenes ist, so lassen sich die Einzelstufen rhizopodialer Entwicklung, wie es in den vorstehenden Abschnitten klar gezeigt wurde, im Sinne einer immer durchgreifenderen Umbildung zu rhizopodialen Organisationen anordnen. Zunächst ist sie neben der monadoiden Form, soweit wir es an den heute lebenden Monaden sehen können, andeutungsweise vorhanden, dadurch, daß diese die Fähigkeit besitzen, sich nicht nur holophytisch, sondern auch durch fakultativ gebildete oder in Form, Ort oder Dauer fixierte Pseudo- und Rhizopodien animalisch zu ernähren. Oft nehmen bereits diese Organisationen fast völlig rhizopodialen Charakter an, da allem Anscheine nach mit der zunehmenden Fixierung der Pseudopodien in Rhizopodien eine Reduktion der Geißel erfolgt (Cyrtophoreae). — Viel ausgesprochener leitet aber die Tatsache zum Verständnis des Rhizopodialwerdens gefärbter Flagellaten hinüber: daß eine Reihe derartiger Flagellaten unter dem Drucke äußerer und innerer Verhältnisse unter Verlust der Geißel fakultativ und vorübergehend völlig rhizopodial, völlig zur Amöbe wird und sich auch animalisch ernährt (*Chrysamoeba*, *Chromulina commutata*, *Ochromonas*) wobei nicht nur einfache nackte Formen dies tun, sondern auch hochentwickelte, in ihrer Organisation weit vorgeschrittene Flagellaten, wie *Synura*, *Mallomonas*, *Heterochloris*.

Hier sind die rhizopodialen Stadien nur fakultativ und kurzdauernd, an sie schließen aber direkt Monaden an, die diese sonst nur fakultativen, rhizopodialen Stadien in der Weise dauernd machen, daß ihr normalvegetatives Stadium, ihr ontogenetisches Abschlußstadium rhizopodial ist: sie leben im entwickelten Zustande wie Rhizopoden animalisch und gegebenenfalls mittels ihrer Chromatophoren auch holophytisch: (*Chrysopyxis*, *Stylococcus*, *Dinamoebidium*). Bei diesen Organismen dominiert dann die rhizopodiale Form: nur noch bei der Vermehrung greifen sie auf das Flagellatenstadium in Form von Schwärmern zurück, die eine Zeitlang umherschwärmen und dann bald rhizopodial werden; die *Chromulina*-artigen

Schwärmer bei *Chrysopyxis*, die *Gymnodinium*-artigen Schwärmer bei *Dinamoebidium*, die Gameten bei *Gametamoeba*.

Dann aber wird das Flagellatenstadium völlig unterdrückt; die rhizopodialen Organisationen bilden direkt rhizopodiale Vermehrungsprodukte, der Umweg um die Schwärmer wird vermieden: *Rhizochrysis*, *Rhizochloris*, *Chrysothylakion*, *Rhizaster*, *Chrysocrinus*. Nicht unvermittelt geschieht dies: bei der Vermehrung können bereits rhizopodiale Teilstücke neben Schwärmern gebildet werden: *Myxochrysis*. Damit ist der Flagellatendeszendent völlig rhizopodial geworden und unter Betonung der Individualentwicklung sehen wir bei gefärbten Flagellaten Typen ausgebildet, die an die vorgeschrittensten „echten" Rhizopoden heranreichen, ja Typen darstellen, die bei den „echten" Rhizopoden nicht realisiert sind: und trotzdem haben diese Typen noch den Chromatophoren, das Assimilat der betreffenden Flagellatenreihe, auf die sie zurückgehen.

Ganz abgesehen davon, daß auch sekundär farblos gewordene Flagellaten sich rhizopodial entwickeln können — und wie auseinandergesetzt wurde, haben wir Ursache alle Reihen farbloser Flagellaten schließlich und endlich auf die gefärbten Flagellatenreihen zurückzuführen — und dann in analoger Weise völlig rhizopodial gewordene farblose Organisationen liefern können, scheint es bei rhizopodialen Organisationen gefärbter Flagellaten ebenfalls zur Reduktion des Chromatophorenapparates zu kommen. Sei es durch Teilungshemmungen, so daß einzelne Teilstücke keinen Chromatophoren mitbekommen, was mir der seltenere, wenn auch direkt beobachtbare und daher mehr impressionable Fall zu sein scheint. Oder aber, daß eine allmähliche Reduktion des Chromatophorenapparates eintritt. Jedenfalls können völlig apoplastide, farblose rhizopodiale Organisationen entstehen, die aber dabei ihre Beziehung zu einer gefärbten Flagellatenreihe noch sehr deutlich zeigen (*Dinamoebidium*, *Heterolagynion*, *Gametamoeba*).

Jedenfalls resultieren aus gefärbten Flagellatenreihen schließlich echte Rhizopodenformen. Und sind dann die Schwärmer reduziert oder als Propagationsmittel weitgehend verändert, ist mit der veränderten Ernährung ein anderer Reservestoff gebildet und sind auch keine charakteristischen Nebendetails mehr vorhanden, dann können wir bei einem völlig zum Rhizopoden gewordenen Flagellatendeszendenten keinen Anschluß nach unten mehr finden, er ist eben ein „Rhizopod" auch in „systematischer Hinsicht" geworden!

Dabei brauchen sich die einzelnen Charakteristika der Flagellatenreihen, während dieses Rhizopodialwerdens in ihrer Gesamtheit

gar nicht gleichmäßig zu reduzieren. *Rhizaster, Chrysocrinus, Chrysothylakion, Rhizochloris* haben noch Chromatophoren, aber keine Schwärmer mehr, *Dinamoebidium* ist farblos geworden, hat aber noch Schwärmer. *Heterolagynion* hat weder Chromatophoren noch Schwärmer aber noch das charakteristische Stoffwechselprodukt, *Leukochrysis* nur mehr die charakteristischen Cysten.

Immer scheinen mit der Zeit die Chromatophoren und das charakteristische Stoffwechselprodukt zu verschwinden, in vielen Fällen, aber nicht immer, die Schwärmer, die ja nicht nur Vermehrungmittel sondern auch Verbreitungsmittel werden und sich daher auch bei den höchstentwickelten Formen erhalten können.

Ein Umstand muß ganz besonders betont werden. Eine rhizopodiale Entwicklung (nach der vorstehenden Annahme) zeigen alle Flagellatenreihen oder anders gesagt, bei allen Reihen gefärbter Flagellaten treten rhizopodiale Organisationen verschiedener Grade der Ausbildung an, die sich im Sinne der geschilderten rhizopodialen Entwicklung anordnen lassen! Wir werden von vornherein annehmen dürfen, daß sich nicht bei allen Reihen diese Stadien in gleicher Fülle und gleicher Güte in bezug aut die Möglichkeit der Anreihung finden. Das kann ja schon darin begründet sein, daß wir manche Flagellatenreihen herzlich schlecht kennen und diese Kenntnis bei den einzelnen Forschern auch sehr ungleich ist: die größere oder geringere Bestimmtheit der Diktion der einzelnen Forscher ist kein Maßstab für die tatsächliche Kenntnis. Ich glaube Ursache zu haben, dies speziell bei den Flagellaten betonen zu müssen. Dann sind von vornherein die Flagellatenreihen sehr ungleich reich entwickelt, Chrysomonaden, Dinoflagellatae, Volvocales, Eugleninae sind der Mob, Heterochoridales, Desmomonadinae, Chloromonadinae, Cryptomonadinae dagegen nur in wenig Formen bekannt oder auch erhalten.

Aber überall, bei all diesen Reihen, — nur bei den Desmomonadinen, die nur in ganz wenig Gattungen bekannt sind, ist animalische Ernährung nicht sicher —, findet sich rhizopodiale Entwicklung, entweder fast lückenlos durchgeführt wie bei den Chrysomonadinen, die überhaupt derzeit in einer Periode voller Entwicklung zu sein scheinen; oder nur in Ansätzen, oder in einzelnen, oft sehr weit vorgeschrittenen Stufen.

Für die Volvocales (und die Chlorophyceae, die ja daran schließen) sind völlig farblose, amöboide Formen bekannt geworden (*Gametamoeba*), die nur mehr durch die Form der sexuellen Fortpflanzung

an die Volvocales anschließbar sind: vermittelt wird *Gametamoeba* einigermaßen durch die amöboiden aber grünen Gametozoosporen einer *Chlamydomonas*-Art, die amöboiden Gametozoosporen der Grünalge *Draparnaldia*, die amöboiden Makrozoosporen der Tetrasporale *Tetraspora* und der grünen Fadenalge *Stigeoclonium*.

Bei den Cryptomonaden sei die oben besprochene animalische Ernährung einer *Cryptochrysis*-Art erwähnt, und die vorübergehend völlig amöboide, aber mit Chromatophoren versehene *Cryptochrysis amoeboidea*.

Bei den Dinoflagellaten sind eine Reihe nackter wie beschalter Formen bekannt, die sich fakultativ animalisch ernähren (*Gymnodinium*, *Glenodinium*, *Ceratium*); *Spirodinium hyalinium* kann vorübergehend völlig amöboid werden und *Dinamoebidium* ist dauernd zu einer völlig farblosen Amöbe geworden, die nur mehr zu Zwecken der Vermehrung *Gymnodium*-artige Schwärmer bildet! Vgl. auch das auf S. 11 erwähnte *Gymnodinium*, das auch animalisch, und den auf S. 31 erwähnten seltsamen, völlig rhizopodialen Organismus aus der Verwandtschaft der Peridineen.

Bei den Chloromonadinen ist es die farblose Gattung *Thaumatomastix*, die animalisch und saprophytisch lebt.

Die Heterochloridales besitzen Gattungen, die vorübergehend amöboid sein können: die gefärbte *Heterochloris* (Fig. 16), oder dauernd als gefärbte Amöbe leben und sich auch als solche teilen: *Rhizochloris* (Fig. 27). Dauernd rhizopodial, mit einem langen terminalen Rhizopodium ist auch die Gattung *Stipitococcus*, die der Chrysomonadengattung *Stylococcus* sehr ähnlich sieht, und anscheinend bereits eine Chromatophorenreduktion mitmacht.

Für die Eugleninen ist ebenfalls animalische Ernährung durch Aufnahme organischer Körperchen in Pseudopodien, die manchmal derbe Hüllen durchbrechen, aufgezeigt.

Für die Chrysomonadinen ist eine fast lückenlose, zunehmende Entwicklung zu morphologisch, wie physiologisch völlig rhizopodialen Formen aufgezeigt. Hier sind besonders viel Formen bekannt, deshalb weil die Chrysomonadinen jetzt sehr studiert werden.

Überall in allen Reihen gefärbten Flagellaten ist also die Entwicklung zu rhizopodialen Formen als solche nachweisbar, nicht immer gleich weit vorgeschritten und nicht immer gleich häufig. Es wäre aber völlig verfehlt, aus der größeren oder geringeren Häufigkeit mehr oder weniger ausgeprägter rhizopodialer Formen bei den einzelnen Flagellatenreihen auf die geringere und größere Ursprünglichkeit der betreffenden

Reihen zu schließen. Je mehr man die Flagellaten kennt, desto weniger gebraucht man hier das Wort „ursprünglich“, schließlich vermeidet man es ganz!

Eine Konsequenz ergibt sich aus der im Vorstehenden schlaglichtartig zusammengefaßten Kenntnis von der rhizopodialen Entwicklung der gefärbten Flagellaten: man wird den rhizopidial gewordenen Auszweigungen der einzelnen Flagellatenreihen auch systematischen Ausdruck im Flagellatensystem geben müssen, indem man an die Reihe monadoider Ausbildung einer Flagellatengruppe, die Reihe der ausgesprochenen rhizopodialen Organisationen der betreffenden Gruppe angliedert, speziell dann, wenn sie soweit rhizopodial geworden sind, daß man weder in der spez. Morphologie der Schwärmer, oder bei völligem Ausfall derselben keinen Anschluß dieser rhizopodialen Formen an eine bestimmte Familie der Flagellatenreihe vornehmen kann, sondern nur mehr aus den Chromatophoren, der allgemeinen Morphologie solcher Schwärmer, dem Assimilat, erkennen kann, zu welcher Flagellatenreihe der betreffende Organismus gehört! Ich habe diese Konsequenz bereits seinerzeit [1]) bei den Chrysomonaden gezogen und den monadoiden „Euchrysomonadinen“ die „Rhizochrysidinen“ die rhizopodial sind, gegenübergestellt. Dasselbe machte ich dann bei den Heterchloridalen, bei den an die monadoiden Heterochloridinen die rhizopodialen Rhizochloridinen angegliedert sind. Dann den monadoiden Eudinoflagellaten der Dinoflagellaten — die Rhizodininae (mit *Dinamoebidium*) gegenüber. Durch die Auffindung von *Gametamoeba* wird dies auch bei den Volvocales resp. den Phytomonadinen nötig werden, *Gametamoeba* wird zu den *Rhizochlamydinae* (im Gegensatze zu den monadoiden Chlamydomonadinen) gehören, während die rhizopodialen Cryptomonadinen als Rhizocryptinen zusammengefaßt werden sollen.

Stellen die gefärbten Flagellaten [2]) nach der immer mehr durchgreifenden Anschauung das Ausgangsmagma für die Entwicklung vieler Reihen anderer Organismen dar, nach immer mehr durchdringender Anschauung für die Algen — und wie ich zum erstenmal betonte, auch für die Rhizopoden, so können wir diese Annahme, die durch die Fülle des Beweismaterials fast zum Gesicherten gehört, auch

---

[1]) Pascher: Über Rhizopoden und Palmellastadien bei Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 S. 188, 198.

[2]) Gewiß nicht in den heutigen Vertretern, so „ursprünglich“ manche auf manchen wirken.

dadurch präzisieren., daß man sagt: durch die Betonung der holophytischen Ernährung leiten die Flagellaten, und wie ich seinerzeit nachwies, in allen Reihen[1]), zu den „Algen“ hinüber, unter Betonung der animalischen Ernährung, im Sinne der direkten Aufnahme organischer Körperchen in das Plasma, — zu den Rhizopoden — vielleicht überhaupt den Tieren. Dann können wir uns diese beiderseitige Entwicklung aber durch ein einfaches Schema klarlegen, das ich bereits in der Einleitung zu meinen Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten (Arch. f. Protenk. Bd. 36 S. 91) gab:

	Flagellate	
Betonung der animalischen Ernährung	Entwicklung als Flagellate	Betonung der pflanzlichen Ernährung
Rhizopodenorganisation		Celluläre (Algen-) Organisation

Es ist nicht schwer, dieses Schema auf jede gefärbte Flagellatenreihe anzuwenden!

5.

Amöboide Stadien bei Algen und Pilzen.

Vielleicht darf ich hier als Botaniker kurz darauf hinweisen, in wieweit auch bei den Pflanzen amöboide Zustände vorkommen.

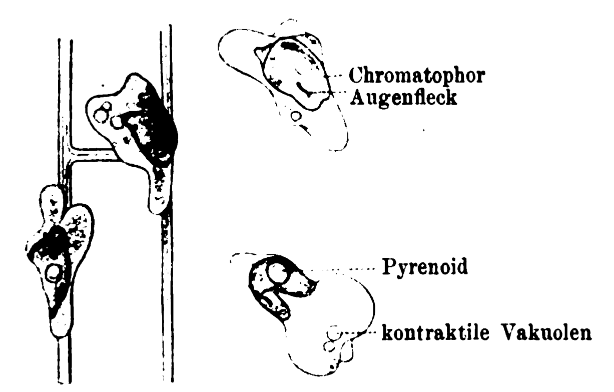


Fig. 60. Amöboid gewordene Schwärmer einer höheren Grünalge *Aphanochaete pascheri* Heering. (Nach Pascher.)

Es seien hier die Fälle kurz angeführt, die ich in der Studie „über merkwürdige amöboide Stadien bei einer höheren Grünalge“ (Fig. 60),

[1]) Pascher: Über Flagellaten und Algen. Ber. d. deutschen Ges. 1914.

Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 27, S. 143 — zusammenstellte. Bei den Grünalgen finden sich amöboide Gametozoosporen bei *Draparnaudia* (Klebs), die auch animalisch leben können (Pascher); ferner bei den Gametozoosporen einer *Chlamydomonas*-Art (Pascher), bei den Macrozoosporen einer kriechenden Chaetophoroide, mit animalischer Ernährung bei den Macrozoosporen einer *Tetraspora*, eines *Stigeoclonium* (Pascher). Für *Vaucheria* gibt Stahl amöboide Stadien aus Cysten an. Amöboid gewordene Schwärmer konnte ich auch bei einer fädigen Heterokonte (*Bumilleria*) sehen. O. Richter konnte in seinen Kulturen plasmodiale Massen von Bacillariales sich bilden sehen. Wie Oltmanns in seiner Morphologie und Biologie der Algen II, 531 erzählt, sind die Monosporen *Bangia* und *Porphyra* lange amöboid beweglich. Ebenso können die Karposporen der Bangiales, die Tetrasporen von *Polysiphonia* Amöboidie zeigen. All dies sind sehr vorgeschrittene Algen!

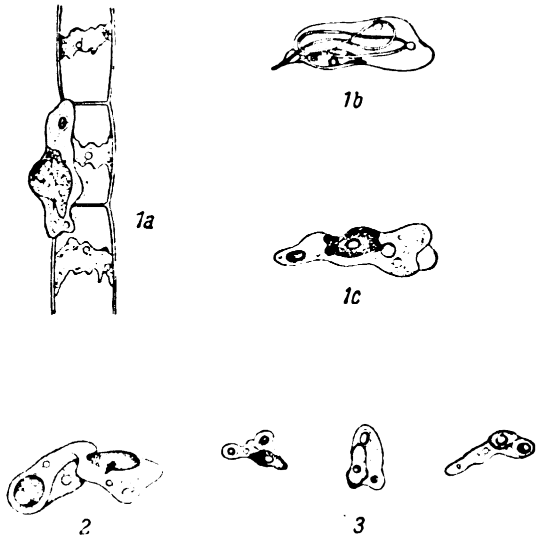


Fig. 60. Amöboide Schwärmer einiger Grünalgen: 1. Macrozoosporen von *Stigeoclonium*. 2. Gameten von *Draparnaudia*, 3. *Tetraspora* (Macrozoosporen), alle mit reicher animalischer Ernährung.

Lagerheim sah bei *Monoblepharis polymorpha* und *Monoblepharis brachyandra* die Eisphäre nach der Befruchtung amöboid werden, wobei sie bei der ersten ganz aus dem Oogonium heraustritt und bis zu einer Stunde amöboid bleibt. Auch die Spermatozoiden dieser Pilzgruppe sind sehr amöboid beweglich, obwohl sie dabei ihre Geißel behalten.

Kurz wir sehen Amöboidie bei den Pflanzen in bestimmten Stadien weit verbreitet.

Wie weit dies bei den Tieren ist, vermag ich nicht zusammenfassend zu sagen, aber ich erinnere mich, daß die spezielle Histologie sogar bei den höchststehenden Tieren amöboide Zellen aufzeigte. Amöboidie ist eben fast immer etwas sekundär Erworbenes!

IV.

Die Rhizopoden in ihren Beziehungen zu den Flagellaten.

Was nun noch weiter über die Frage von der Beziehung zwischen Rhizopoden und Flagellaten zu sagen bleibt, ist nur mehr eine bloße Konsequenz aus dem Vorhergehenden und brauchte füglich kaum mehr gesagt zu werden.

Ich greife darauf zurück, daß wir sahen, daß die gefärbten Flagellatenreihen entweder direkt, oder auf dem Umwege über die farblosen Nebenreihen bei der rhizopodialen Entwicklung schließlich zu Organisationen kommen, die die Chromatophoren und das charakteristische Stoffwechselprodukt einbüßten und völlig apoplastid geworden sind. Soweit sie nicht an sekundären Merkmalen, die Nebencharakteristika der betreffenden Flagellatenreihen sind, gefaßt werden können, ist es bei solchen Formen absolut unmöglich ihre Herkunft von einer bestimmten Flagellatenreihe zu erkennen. Das wäre der Fall gewesen, wenn das völlig farblose *Heterolagynion* nicht noch Leukosin hätte. Alle solchen auch physiologisch rhizopodial gewordene Organisationen würden dann als „echte“ Rhizopoden angesprochen werden und bei diesen eingestellt worden sein.

Nun wurde früher auseinandergesetzt, daß alle Reihen gefärbter Flagellaten rhizopodiale Entwicklung zeigen. Bei ihnen allen ist also die Möglichkeit gegeben, daß sie völlig, auch ernährungsphysiologisch rhizopodial gewordene, völlig apoplastide Organisationen, ohne Spur eines Chromatophorenapparates und ohne charakteristisches Assimilat, — es kommt ja immer zur Bildung von „Fett und Ölen“ — ausbilden. Derart zu „echten“ Rhizopoden gewordene Seitenglieder gefärbter Flagellaten können demnach von allen Reihen gefärbter Flagellaten gebildet werden, und wenn wir diese rhizopodial gewordenen Formen, die den Anschluß verloren haben, nach sekundären Merkmalen künstlich zusammenfassen, so bilden sie dann eben Gruppen, die gar keinen einheitlichen Ursprung, gar nicht monophyletisch, sondern polyphyletisch sein müssen! Diese Überlegung ist einleuchtend.

Jedenfalls können aus allen Reihen gefärbter Flagellaten völlig rhizopodiale Organisationen entstehen und wir müssen annehmen, daß bei allen Reihen solche Organisationen durch die völlige Einstellung auf das animalische Leben anschlußlos werden und geworden sind.[1]

[1] Doflein hat mit der Einwertung der Chrysomonaden als Universalmagma Unrecht! Schon die Kenntnis der bestehenden Literatur hätte ihn eines anderen belehrt.

Nun haben wir ja tatsächlich eine Gruppe von Protisten, die Rhizopoden im eigentlichen systematischen Sinne, die den Stempel der Polyphylie viel mehr an sich trägt, als gewöhnlich dargestellt wird und in klarster Weise erkennbar konvergente, untereinander nicht näher verwandte Reihen hat, die eben durch die gleichmäßige Anpassung an das rhizopodiale Leben konvergent sind.

Die Verwandtschaft einer Gruppe der Rhizopoden mit den Flagellaten hat bereits de Bary klar erkannt, als er die Myxophyta lieber mit den farblosen Flagellaten in Zusammenhang bringen wollte.

Wenn, um auf unser Problem zurückzukommen, wir eine charakteristische rhizopodiale Gruppe polyphyletischer Zusammensetzung, die Rhizopoden im systematischen Sinne, haben, andererseits nun wissen, daß die gefärbten Flagellatenreihen imstande sind, völlig rhizopodiale Organisationen auszubilden, die solchen echten Rhizopoden völlig gleichen, so liegt es nahe an eine Beziehung zwischen Rhizopoden und Flagellaten im Sinne einer Ableitung der ersteren von letzteren zu denken.

Nun kommen uns die Rhizopoden förmlich entgegen

1. kennen wir intermediäre Formen zwischen Flagellaten und Rhizopoden,
2. besitzen viele Rhizopoden, auch in ihren vorgeschrittensten Formen, flagellatenartige Schwärmer.

1.

Zwischen Flagellaten und Rhizopoden stehende Organismen.

Es gibt farblose Organismen, die nach unserer jetzigen Kenntnis völlig anschlußlos an eine bestimmte Flagellatenreihe abwechselnd als Flagellaten wie als Rhizopod leben können. Sie haben ihre Stelle im System seit jeher gewechselt und standen bei Flagellaten wie Rhizopoden, je nach der systematischen Einwertung eines ihrer Zustände. Ähnliche dimorphe, einmal als Rhizopod, einmals als Flagellate lebende Organismen waren ja bereits bei den gefärbten Flagellaten nachweisbar. Ich erinnere an *Chrysamoeba, Heterochloris. Cryptochrysis amoeboidea.*

Doflein hat solche farblose Formen als Bistadiales vereinigt. Es seien davon *Vahlkampfia bistadialis* erwähnt. Die Abbildungen (Fig. 61) geben dies deutlich wieder, wobei zu betonen ist, daß das Amöbenstadium im Leben dominiert, das Flagellatenstadium nur ge-

legentlich gebildet wird. Ein Anschluß an gefärbte Flagellaten ist nicht erweisbar.[1])

Einzelne solcher dimorpher Formen, die von Doflein aber nicht zu den Bistadiidae gerechnet werden, haben ebenfalls abwechselnd Monaden- und Rhizopodenstadium, wobei manchmal im letzteren noch die Geißel (aber nach eigenen Beobachtungen nicht immer) erhalten bleibt, bei anderen Formen im letzteren Stadium ganz verschwindet. Dieses Rhizopodenstadium ist aber deshalb interessant, weil es bereits Anklang an die Organisation bestimmter Rhizopodengruppen,

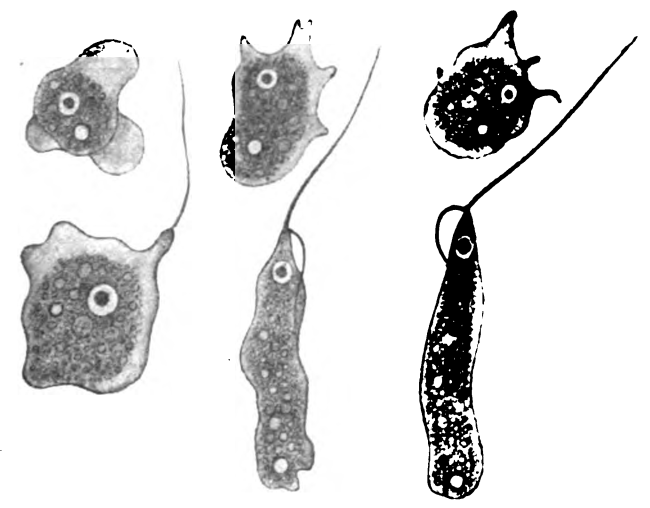


Fig. 61. *Vahlkampfia bistadialis* Puschkareff lebt meist als Amöbe, wandelt sich gelegentlich in eine Flagellate um (nach Kühn aus Doflein's Lehrb. 4. Aufl. S. 668).

der Heliozoen, hat. — Ich erwähne nur *Actinomonas* (vgl. Fig. 62, 63) und *Pteridomonas*, die den Heliozoncharakter mit dem Flagellatencharakter vertauschen können, im ersteren Stadium aber die Geißel behalten können. Ich konnte mich aber doch davon überzeugen, daß die Geißel auch eingeschmolzen werden kann (Fig. 64).

Was aber die beiden Formen besonders interessant macht, ist der Umstand, daß diese Halbheliozoen — wie ich bereits seinerzeit angab — innigste Beziehung zu den Chrysomonaden habe, ja als halb zu Heliozoen gewordene Chrysomonaden angesprochen werden müssen: es tritt gelegentlich Leukosin auf, bei einer Gattung fand ich Kieselcysten[2]), charakteristische Merkmale der Chrysomonaden.

---

[1]) Nach dem, was wir bis jetzt wissen!

[2]) Pascher: Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 34 S. 440 (1916).

Gerade dieses Beispiel, halbheliozoenartige Flagellaten, die gelegentlich im Heliozoenstadium die Geißel verlieren, aber gelegentlich behalten, läßt *Actinomonas* und *Pteridomonas* so recht als Übergangsformen von Flagellaten zu Rhizopoden erscheinen!

Und der Fall wird dadurch noch interessant, daß wir eine gefärbte Chrysomonade kennen, die fast die gleiche Organisation hat wie *Actinomonas* und *Pteridomonas*, aber noch braune Chromatophoren hat: *Pedinella* Wysotzki (s. Fig. 10, die Cytophoreen); und es

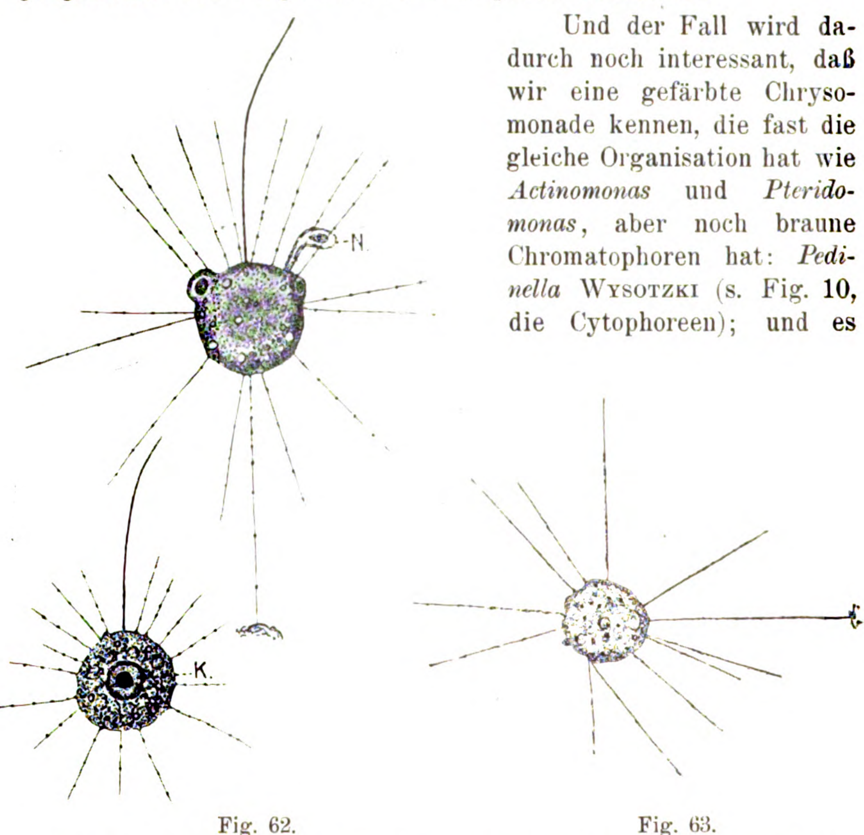


Fig. 62. Fig. 63.

Fig. 63. *Actinomonas mirabilis* Kent. Festsitzend rhizopodial mit Geißel; freischwimmend (nach Griessmann).

Fig. 64. *Actinomonas*, festsitzend, völlig rhizopodial, Geißel völlig fehlend (Orig.).

soll nicht verschwiegen werden, daß bereits vor vielen Jahren Scherffel, einer der ausgezeichnetsten und in Doflein's Lehrbuch der Protozoenkunde fast völlig übergangener Flagellatenforscher, bereits auf die große Ähnlichkeit zwischen den drei in Betracht kommenden Gattungen aufmerksam machte, wenngleich die Auswertung in einem anderen Sinne erfolgte!

Haben diese halbheliozoenartigen Monaden im Heliozoenzustande meist noch die Geißel und geht diese nur gelegentlich verloren, so

ist bei *Ciliophrys* die einzige Geißel des Flagellatenstadiums im Rhizopodenstadium völlig verschwunden. Ähnliche Verhältnisse zeigen aber auch die in Algen parasitisch lebenden Arten von *Pseudospora* (vgl. Fig. 65), die im Gegensatz zu *Actinomonas* und *Pteridomonas* einen Anschluß an eine bestimmte Flagellatenreihe nicht mehr erkennen lassen!

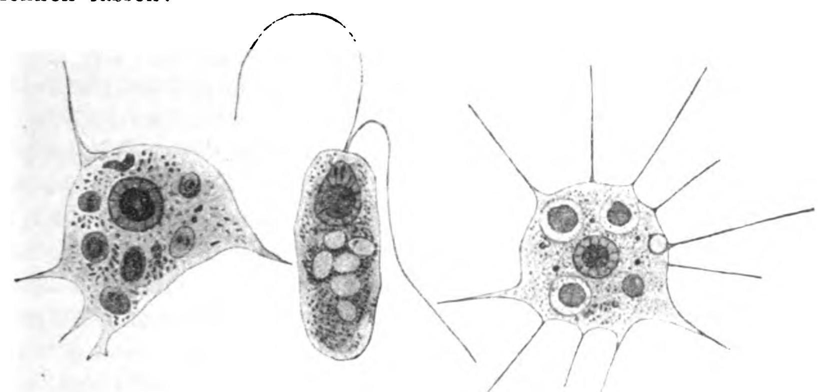


Fig. 65. *Pseudospora* Cienkowsky, amöboid, monadoid, heliozoenartig (nach Robertson aus Doflein's Lehrbuch Bd. 4 S. 714).

Wir haben also tatsächlich nicht nur rhizopodiale Organisationen, die den Anschluß an gefärbte Flagellatenreihen in mannigfacher Weise erkennen lassen und die von allen Flagellatenreihen gebildet werden können, wir haben auch Typen, die wirklich zwischen Flagellaten und Rhizopoden stehen, und zwischen den beiden Reihen eine vermittelnde Stellung einnehmen, ohne eigentlich mehr bestimmte Anschlüsse an die Flagellaten erkennen zu lassen.

2.

Schwärmer bei den Rhizopoden: der phyletische Wert der Schwärmer.

Nun müssen wir wieder zurückgreifen. Die Rhizopoden kommen uns noch in einem anderen Moment für unsere Anschauung entgegen. Es wurde früher auseinandergesetzt, daß Flagellaten imstande sind vorübergehend, ich nehme wieder die gefärbten Reihen her, amöboid, rhizopodial zu werden, worauf sie wieder in ihr dominierendes Flagellatenstadium zurückkehren. Andere haben sich auf das rhizopodiale Stadium soweit eingestellt, daß sie im entwickelten Zustande rhizopodial sind, zu Zwecken der Vermehrung aber das Flagellatenstadium in der Form der Schwärmer, in die sich die Teilprodukte

umwandeln. ausbilden; sehr schön war dies bei *Dinamoeboidium* zu sehen, daß das eine „echte“ Amöbe ist, — aber bei der Vermehrung aus den Cysten *Gymnodinium*-artige Schwärmer ausbildet, die erst zu Amöben werden müssen; das Gleiche ist ja auch bei *Chrysopyxis* der Fall. Wir sehen, daß in vielen Fällen die Schwärmer als Vermehrungs- und Propagationsmittel erhalten werden; in anderen Fällen werden sie völlig unterdrückt, der Umweg über die Schwärmer wird vermieden, die Teilprodukte werden direkt rhizopodial. Ich möchte die erste Art der Vermehrung monadosporin, die zweite amöbosporin nennen, um kurze Ausdrücke zu haben.

Der ganze Verlauf der Entwicklung rhizopodialer Organisationen, wie ich ihn ausführlich früher auseinandergesetzt habe, zeigt uns, in welcher Weise die Schwärmer rhizopodialer Organisationen zu deuten sind: sie sind das nur mehr fakultativ gebildete, oft auch reduzierte Flagellatenstadium, auf das die betreffenden Organisationen phyletisch zurückgehen. Und diese fakultativ gebildeten Schwärmer haben demnach einen bedeutenden phyletischen Wert: sie zeigen die Herkunft der betreffenden Organisation an: sie geht auf Flagellaten zurück. Und dieser phyletische Wert der Schwärmer wird dann ausschlaggebend sein, wenn sie noch Züge zeigen, die einer bestimmten Flagellatenreihe zukommen, wie es bei *Dinamoeboidium* der Fall war, das noch Dinoflagellaten-artige Schwärmer hatte. Daß die charakteristischen Züge der Ausgangsreihe schließlich an den kurzdauernden Monadenstadien zurückgehen, ist sicher: auch bei den *Dinamoebidium*-Schwärmern ist nur mehr eine, statt der beiden Dinoflagellatengeißeln vorhanden.

Bei den Algen wurden die Schwärmer bereits lange phyletisch ausgewertet, unsere ganze moderne Algensystematik beruht auf ihnen. Auf die phyletische Auswertung der Rhizopoden habe ich nachdrücklichst hingewiesen und mich gegen Doflein gestellt, der sich in den merkwürdigsten Widersprüchen bewegt und in seinem neuesten Buche den Schwärmern an einer Stelle phyletischen Wert abspricht, an einer anderen Stelle zuerkennt, indem er speziell auf die Rhizopodenschwärmer verweist.

In den Schwärmern haben wir demnach das oft vereinfachte primäre, aber nur mehr fakultativ gebildete Flagellatenstadium vor uns.

Und gerade diese als Schwärmer bezeichneten rudimentären Stadien der Flagellatenorganisation werden oft lange erhalten, finden sich oft bei unglaublich weit vorgeschrittenen Organismen. Das hängt damit zusammen, daß sie bei vielen Organismen Organe

der räumlichen Verbreitung oder Träger der geschlechtlichen Funktion geworden sind!

Sobald sie aber auf diese oder jene Funktion eingestellt sind, reduzieren sie allmählich alle morphologischen Details, die als Spezialerwerbungen der betreffenden Flagellatenreihen aufzufassen sind, bis schließlich die Schwärmer von Organisationen, die sich von sehr vorgeschrittenen Flagellatenreihen ableiten, kaum mehr erkennen lassen, woher sie gekommen sind! Das gilt ganz besonders, es sei dies hier ausdrücklich betont, für die heterotrophen Reihen, die auf Flagellaten zurückgehen: die Rhizopoden, oder die Pilze bei den Pflanzen, während bei autotrophen, beispielsweise den Algen, die Schwärmer lange Zeit charakteristische Züge beibehalten.

Da nun die Schwärmer monadosporiner Organismen nun eine bestimmte, auch für vorgeschrittene Organisationen wichtige Funktion übernehmen, so werden sie eben auch bei weit vorgeschrittenen Organismen gegebenenfalls noch zu finden sein!

Das Auftreten von Schwärmern braucht daher an und für sich noch lange kein Kriterium zu sein, das auf eine niedrige Organisationsstufe des betreffenden Organismus innerhalb seiner Reihe hindeutet. Aus dieser Überlegung heraus zweifle ich von vornherein, daß Doflein, wie er im Zool. Anz. XLVII beabsichtigt, einwandfrei nachweisen kann, daß „in allen Gruppen der Rhizopoden die Formen mit geißeltragenden Phasen oder Stadien die primitivsten seien". Die autotrophen Deszendenten der Flagellaten, die Algen, zeigen gerade das Gegenteil. Relativ einfache Formen haben die Zoosporen unterdrückt, und hochentwickelte Abschlußglieder ganzer Reihen haben sie in den mannigfachsten Formen: so hat *Coleochaete* unter den Grünalgen Schwärmer, *Chlorella* oder *Stichococcus* nicht! Und hochentwickelte braune Algen wie *Laminaria* und *Fucus* haben geißeltragende Stadien, hochentwickelte Siphonalen wie *Bryopsis*, *Acetabularia* usw. haben Schwärmer, und die Desmidiaceen, Diatomeen, *Phaeodactylon* usw. nicht oder fast nicht. Der Grund liegt ganz anderswo und hat mit der höheren oder tieferen Stellung des betreffenden Organismus nichts ausschlaggebend zu tun! Es scheint auch, allerdings steht mir nur ein flüchtiger Überblick — ich bin Botaniker — über die Rhizopoden zur Verfügung, daß aber schon dieser flüchtige Überblick zeigt, daß Doflein's Meinung unhaltbar ist.

Tatsache ist aber, daß in allen Reihen der Rhizopoden, die als solche gewiß nicht homogen sind, Flagellatenstadien in der Form



von Vermehrung- und Propagationsschwärmern vorhanden sind. Tatsache ist aber auch, daß bei keiner Rhizopodenklasse die Schwärmer auch nur einigermaßen exakt untersucht sind, ganz im Gegensatz zu den Algen, und was an Angaben und Abbildungen dafür da ist, ist großenteils sehr zweifelhaft. Soll die Kenntnis der Beziehungen der Rhizopoden zu den Flagellaten tiefer erschlossen werden, so hat hier die Forschung einzusetzen. Tatsache ist auch, daß die Schwärmer der Rhizopoden sehr verschieden aussehen und Unterschiede zeigen, die ganz danach geeignet zu sein scheinen, einer ökologisch-biologischen Erklärung hartnäckig Widerstand entgegenzusetzen und auf genetische Unterschiede zurückgeleitet werden müssen. Ich halte vielleicht nicht für belanglos, daß die Schwärmer mancher Radiolarien (auch Lohmann erwähnt dies)[1]) nackten Dinoflagellaten so merkwürdig ähnlich sind! Und da wir gerade die komplizierten Typen der Dinoflagellaten mit Innenskelett nicht kennen, so wären engere Beziehungen zwischen den Radiolarien, — die ja ganz und gar nicht einheitlich, sondern heterogen und polyphyletisch zu sein scheinen — und Dinoflagellaten nicht von vornherein abzuweisen. Daß wir so wenig von den in Betracht kommenden Radiolarienschwärmern und den vielleicht in Betracht kommenden Dinoflagellaten wissen, ist ja kein Gegenbeweis.

Es wäre eine dankbare Aufgabe, die mir als Botaniker nicht zukommt, wenn aus der unendlich zersplitterten Rhizopodenliteratur einmal herausgezogen würde, was wir von den Radiolarienschwärmern oder von den Rhizopodenschwärmern überhaupt wissen.

Ein Teil — aber nur ein Teil der Heliozoen steht vielleicht zu den Chrysomonaden in genetischer Beziehung. Die Differenz zwischen den Heliozoen, — auf diese Differenz macht auch Doflein aufmerksam — scheint mir tiefer als in den sekundär erworbenen morphologischen Ausbildungsweisen zu liegen.

Auch die Foraminiferen, speziell die Monothalamen für sich betrachtet, scheinen nicht einheitlich zu sein; hier sind gewiß konvergente Formen allerverschiedenster Herkunft vereinigt. Daß die Chrysomonaden gefärbte rhizopodiale Organisationen aufweisen, die Monothalamen aufs Haar gleichen, ist möglicherweise nicht ohne Belang. Wir wissen aber von den Monothalamen nicht genügend. Über die Polythalamen werde ich später eine Schwärmerstudie veröffentlichen, die ziemlich auswertbare Resultate gibt.

Daß die Myxophyten eher mit den Flagellaten als mit den

---

[1]) In letzter Zeit auch Hartmann.

anderen Rhizopoden in Zusammenhang stehen, hat bereits de Bary erkannt, sie zeigen so recht, welches Gemisch konvergenter, nacktplasmatischer Formen verschiedenster Herkunft die Rhizopoden sind.

Und was derzeit als „*Amoeba*“ in der Literatur geht, ist gewiß erst recht nicht homogen, wir bezeichnen ja alle dauernd oder wenigstens dominierend amöboiden Zustände, die farblos sind und sonst nicht unterzubringen sind, als *Amoeba*, nicht unterzubringen. sind, weil wir sie (in den meisten Fällen) nicht recht kennen, oder weil sie eben den Anschluß nach rückwärts verloren haben. Auch die ausgeklügeltsten Abzirkelungen helfen uns nicht darüber hinweg. Daß aber Amöben von den verschiedensten Reihen her gebildet werden können, das zeigt: *Dinamoebidium*, eine amöboid gewordene Dinoflagellate, *Leukochrysis*, eine gleichartige Chrysomonade und *Gametamoeba* — eine Volvocale. Aber auch für die anderen Reihen gefärbter Flagellaten werden sich „Daueramöben“ finden.

V.

Schlufswort.

So möchte ich meinen, daß die Rhizopoden, so verlockend und bequem es wäre, wenigstens zum Teil nicht primitive. sondern abgeleitete Organismen sind, die sich größtenteils möglicherweise von Flagellaten ableiten und zwar nicht, wie Doflein annimmt, von einer einzigen Flagellatenreihe, den Chrysomonaden. — Im Gegenteil, alle derzeit existierenden Flagellatenreihen bilden rhizopodiale Seitenäste aus, wobei wir keinen Grund haben anzunehmen, daß es nur die rezenten und nicht auch die untergesunkenen Reihen getan haben. Genau so wie ja auch die farblosen Reihen der Flagellaten sich aus farblos gewordenen Gliedern aller gefärbten Flagellatenreihen sich zusammensetzen. Ich stehe darin in vollem Gegensatz zu Doflein, dessen Ansicht vielleicht nur deshalb diese Einengung hat, weil er sich nur bei den Chrysomonaden von diesen Verhältnissen selber überzeugen konnte. Es ist so wie bei den Pilzen, die ja auch nicht nur von den Grünalgen, sondern wahrscheinlich allen Algenreihen sich ausgegliedert haben.

Ich bemerke ausdrücklich, daß ich nur bei einem Teil der Rhizopoden diese Genese annehme, nicht nur deshalb, weil wir eine solche Genese doch nur für einen relativ kleinen Teil

nachweisbar machen können. Denn allem Anschein nach hat, sobald die rhizopodiale Organisation erreicht war, hier wie bei allen „einzelligen“ isoliert lebenden Reihen eine erstaunlich reiche Entwicklung in bezug auf Neubildung von Formen eingesetzt.

Nein, weil es auch von einer ganz anderen Seite her zur Ausbildung rhizopodialer Organisation und zwar fast dauernder gekommen ist. Ich werde Gelegenheit finden, dies in einiger Zeit nachweisen zu können.

Und dann weil wir, trotz aller Festlegung von Wahrscheinlichkeitsbeweisen, es niemals unglaubhaft machen können, daß ein Teil der Rhizopoden vielleicht unmittelbar auf eine gemeinsame Wurzel mit den Flagellaten zurückgehen. Aber diese werden wir nie erkennen können, da sie ja kein pars differens haben gegenüber den Rhizopoden, die von Flagellaten herkommen und nur deshalb ohne Anschluß sind, weil sie sich eben durch völlige Einstellung so tiefgehend verändert haben.

Was wir nachzuweisen suchten ist nur dies: es gibt eine Reihe von Tatsachen, die wir nur so verstehen können, daß eben bei den Flagellaten eine Entwicklung zu rhizopodialen Formen vorhanden ist — ja völlig rhizopodiale Formen aus ihnen entstehen; es ist Tatsache, daß es zwischen Flagellaten und Rhizopoden intermediäre Formen gibt, sowie es Tatsache ist, daß ein großer Teil der Rhizopoden Flagellatenstadien als Vermehrungs- wie Propagationsmittel ausbildet. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß die Rhizopoden teilweise, vielleicht größtenteils rhizopodial gewordene Seitenglieder der Flagellatenreihen, mit einer allerdings sehr weit vorgeschrittenen Sonderentwicklung sind.

Ich bin darin viel bedingter wie Doflein, der einen so kleinen Erfahrungskomplex wie seine eigenen wenigen Beobachtungen bei den Chrysomonaden in einer nicht ganz einwandfreien Weise generalisiert. Schon die Kenntnis meiner bis Beginn 1916 erschienenen Studien über rhizopodiale Entwicklung, sowie die meines Aufsatzes über Flagellaten und Algen hätte ihn davon zurückhalten können.

Und dabei doch weitergreifend wie Doflein, denn eine bessere Kenntnis der Literatur hätte ihm gezeigt, daß rhizopodiale Entwicklung kein Sonderprivileg der Chrysomonaden ist, und auch darin weitergreifend, daß ich die Rhizopodengenese nicht ganz auf die Flagellatenbasis einstelle, obwohl darin meine eigenen Erfahrungen, auchwenn Doflein nichts davon wissen will, viel weiter ausgreifen als bei ihm und sich auf die ganzen Flagellaten erstrecken.

Gewiß muß das, was hier in großen Zügen wiedergegeben wurde,

noch mehr ausgebaut und gestützt werden, obwohl ich mich bemühte, sehr viel Tatsachenmaterial zusammenzustellen.

Die nächste Aufgabe sollte die sein, diese von mir aufgestellte, und von Doflein blos übernommene Theorie der Ableitung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellatenreihen zu stützen. Es liegen ja bereits so viele Tatsachen vor, daß die Theorie als „gesichert“ gelten kann. Späteren Untersuchungen soll es vorbehalten sein tiefer zu gehen und den Anteil, den die Flagellaten bei der Rhizopodenentwicklung haben in die Komponenten zu zerlegen, die den einzelnen Flagellatenreihen entsprechen, soweit dies möglich ist. Dann müssen wohl auch die Studien vertieft werden, die auf unsere Kenntnis der Polyphylie der Rhizopoden abzielen, — vielleicht wird es dann möglich sein, ein natürlicheres System, als das jetzt geltende, naive, das sich ja im Grunde in den letzten Jahrzehnten nicht verändert hat, — zu bilden. Aber das kann nur im Sinne einer polyphyletischen Aufteilung geschehen; ein unklarer Rest wird ja immer bleiben.

Diese Studien werden schwierig sein. Die heterotrophen Seitenreihen der Flagellaten und ihrer autotrophen Deszendenten vernichten die Merkmale ihrer Herkunft, soweit sie aus der Morphologie ablesbar sind, mehr als die Autotrophen. Der einschneidende Wechsel in der Ernährung und die neu übernommene Funktion der Verbreitung hat ja auch stark verändernden Einfluß auf die Schwärmer. Deshalb wird sich die Klärung nur zu einem Teile ermöglichen lassen, sobald man mit der Frage nach den Deszendenten der einzelnen Flagellaten ins Spezielle geht. So übersichtlich wie bei den Algen, wo die Beibehaltung der CO_2-Assimilation keine wesentlichen Veränderungen an den Schwärmern zuließ und bei denen jetzt noch eine säuberliche Scheidung nach den Schwärmerstadien und den charakteristischen Stoffwechselprodukten möglich ist, wie ich in meiner kleinen Arbeit — über Flagellaten und Algen (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XX 1914) — zeigte, so übersichtlich liegen die Verhältnisse bei den Rhizopoden nicht. Aber es wird sich mehr ermöglichen lassen, als man jetzt ahnt, nun die Fragestellung eine bestimmte Orientierung angenommen hat.

Die alte, fast liebgewordene Annahme, daß zunächst die einfachsten „Ur“tiere, die Amöben, entstanden seien, die also das Erste waren, eine Annahme, die uns fast wie ein alter, liebgewordener Kinderglaube anheimelt, sie müssen wir ein für allemal beiseite

legen. Sehen wir von den Spaltpflanzen ab, deren Phylogenie wir auch noch nicht andeutungsweise kennen und deren einfache Organisation ebensogut auf Reduktion zurückgehen kann, so müssen wir an die Basis der derzeit bestehenden Organismen, ob Pflanze oder Tier, eine bereits ungemein hochkomplizierte, organisch fein differenzierte Organisation stellen, die himmelweit über jeder theoretisch angeforderten Lebensurform steht —

die Flagellate.

Nachwort:

Bemerkung in eigener Sache zu Doflein's Protozoenlehrbuch IV. Auflage.

Die neue IV. Auflage von Doflein's Lehrbuch läßt mehr, als die vorhergehenden das Bestreben des Verfassers erkennen, sich bei der Darstellung einzelner moderner, allgemeiner Probleme einen möglichst großen, manchmal fast ausschließlichen Anteil der geistigen Urheberschaft zu sichern.

Obwohl ich der Ansicht bin, daß es die unangenehmste Aufgabe eines Forschers ist, sich gegen die ungerechtfertigten Urheberansprüche eines anderen Forschers zu wehren, eine Aufgabe, die bei der Übersichtlichkeit unserer Literatur eigentlich auch überflüssig sein sollte, und ich persönlich in keiner Weise geneigt bin, endlose Polemiken zu führen, so muß ich mich in diesem Fall um meinen geistigen Anteil an diesem Problem bekümmern.

Soweit ich selber davon betroffen bin (ich bin nicht der einzige Autor in gleicher Lage), nehme ich hier unter sachlicher Klarlegung Stellung. Ich spreche die Theorie der Ableitung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellaten, ihrer Organisation als sekundären Einrichtung im Sinne der völligen Anpassung an die animalische Lebensweise als mein geistiges Eigentum an. Ich vertrat diese Ansicht bereits zu einer Zeit, da Doflein's Ansichten über dieses Problem zum mindesten noch nicht jene wünschenswerte Klarheit besassen, die ihm ein Recht gäbe zu dem Versuche, die Theorie der Ableitung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellaten als sein geistiges Eigentum hinzustellen. Obwohl die meisten meiner Arbeiten in botanischen Zeitschriften erschienen sind, mußten sie ihm bekannt sein. Außerdem erschienen ja gerade die zusammenfassenden im Archiv für Protistenkunde.

Doflein tut die ganze mühselige Vorarbeit, von der ich mir einen großen Anteil zuschreiben muß, da ich mich seit 10 Jahren fast ausschließlich mit diesem Problem beschäftige, mit folgenden Sätzen ab: „Seit den ersten Auflagen dieses Werkes bin ich immer für die Annahme eingetreten, daß die Rhizopoden nicht, wie man früher annahm, die primitivsten Protozoen sind, daß sie im Bau- und Fortpflanzungserscheinungen über den einfachen Flagellaten stehen. Aber wie schon die meisten großen Protozoenforscher der letzten Jahrzehnte erkannt, und direkt, oder durch ihre systematischen Anordnungen zu erkennen gegeben hatten, hängen niedere Mastigophoren und Rhizopoden sehr eng zusammen. Das hat schon Bütschli ausgesprochen. Und die Einordnung einer Gruppe der Rhizomastiginen

an der Basis der Flagellaten oder der Rhizopoden im System verschiedener Autoren nahm ausdrücklich darauf Rücksicht."

Dazu ist zu bemerken, daß mit der Erkenntnis der engen Zusammengehörigkeit der Rhizopoden und Flagellaten noch lange nicht die Erkenntnis gegeben ist, daß die Rhizopoden auf Flagellaten zurückgehen. Bekanntlich stellte man sich ja ständig die Sache umgekehrt vor.

Weiter sagt Doflein: „Meine eigenen neuen Untersuchungen und die Resultate einer Anzahl anderer Forscher brachten mir die Überzeugung, daß die Chrysomonaden die niedersten uns bekannten Protozoen sind, von denen die Entwicklung zu den tierischen Mastigophoren auf dem Wege über die Protomonadinen fortschritt. Andererseits scheinen sie aber auch den Ausgangspunkt für die Rhizopoden darzustellen. Viele Chrysomonadinen sind nicht nur von partiell tierischer Ernährung, sondern geben auch zeitweise oder dauernd die Bewegung der Geiseln auf, um sich durch verschieden gestaltete Pseudopodien kriechend oder schwebend zu bewegen, um durch solche ihre Nahrung aufzunehmen. Ja, indem manche solcher Formen die Chromatophoren verlieren, machen sie direkt den Schritt der Tierwerdung und werden zu Organismen, die von typischen Rhizopoden nicht unterscheidbar sind."

Nun sei gleich bemerkt, daß Doflein bis zum Erscheinen dieser 4. Auflage nichts als eine kleine Arbeit veröffentlichte, die auf das ganze Problem Bezug hat, und die bloß eine Ergänzungsbeobachtung zu einer Beobachtung Scherffel's enthält (abgesehen von cytologischen Details). Die Arbeiten von Scherffel, Lauterborn, und mir, die der Zeit nach früher und materiell das ganze Thema viel erschöpfender behandeln und großenteils zu einer Zeit geschrieben sind, als Doflein dem Problem noch ganz fernstand, hätten neben den eignen neuen Untersuchungen wohl Platz verdient, womit auch der peinliche Eindruck vermieden worden wäre, der in dem Passus liegt, haben „mir die Überzeugung beigebracht, daß die Chrysomonadinen usw." Denn will Doflein sagen, er sei der erste, der überhaupt zu dieser oder einer analogen Erkenntnis gelangt ist, so ist das falsch und unrichtig, will er sagen, er hätte sich dieser, oder einer analogen Ansicht angeschlossen, so ist das nicht von solcher Wichtigkeit, daß der Anteil der Andern an dieser oder einer analogen Erkenntnis nichtig wird und einfach verschwiegen werden kann.

Doflein ist nicht immer so ganz bestimmt gewesen und hat seinen Anspruch auf einen Anteil an der Theorie nicht immer so weit gespannt; denn im Zool. Anz. vom 23. 5. 1916, S. 157 betont er ausdrücklich, daß ich (Pascher) die Brücke von den Flagellaten zu den Rhizopoden nachgewiesen und gezeigt habe, daß rhizopodiale Stadien von Protisten bei den verschiedensten Gruppen als sekundäre Erscheinungen zu beobachten sind. „Er (Pascher) hat das Verdienst mit Nachdruck auf die Möglichkeit einer Ableitung von den Rhizopoden zu den Flagellaten hingewiesen zu haben." Hier erhebt Doflein auch nicht indirekt so sehr Anspruch auf die Mitautorschaft der Theorie: „ich (Doflein) habe die Möglichkeit immer vor Augen gehabt, als ich in den letzten Auflagen der Protozoenkunde immer wieder die Flagellaten in ihren ursprünglichen Formen als primitiver, als die Rhizopoden bezeichnet", wobei in diesem Satze zunächst auffällt, daß Doflein jetzt nur mehr für die letzten Auflagen des Lehrbuchs in Anspruch nimmt, wofür er in der vierten Auflage seines Lehrbuchs bereits in den ersten Auflagen eingetreten zu sein angibt.

Ich bin gewiß mit allen Wissenschaftlern einig, daß das Vor-Augen-haben nicht die wissenschaftliche Fixierung eines Gedankens ist, der man eine Priorität



zuerkennen kann. Bemerkenswert ist immerhin, daß Doflein sich zur Autorschaft einer Idee in seinem Protozoenwerke anders stellt, als in seiner Arbeit.

In beiden Fällen, Lehrbuch, wie Arbeit, im ersteren ganz besonders, ist das Bestreben Doflein's deutlich, sich an einer bereits vor Doflein erarbeiteten Erkenntnis einen Anteil zu sichern, gemäß der Diktion des Lehrbuches sich sogar zum größten Teil, wenn nicht ausschließlich zuzuschreiben.

Der erste, der an einer Beziehung einer bestimmten Rhizopodengruppe und Flagellaten im Sinne einer Ableitung dachte, war De Bary, der die Myxophyten an die farblosen Flagellatenreihen anschließen wollte. Daß farblose sogar tierisch sich ernährende Formen von gefärbten Reihen ihren Ausgangspunkt nehmen können, betonte das erstemal klar Scherffel (1901), Bot. Zeitung LIX S. 155. Bütschli dachte bereits vor De Bary an allgemein genetische Zusammenhänge zwischen Amöben und den farblosen Rhizomastiginen.

Ich versuche nur an der Hand meiner Arbeiten, von denen ich nur einen Teil herausgreife, zu zeigen, daß ich bereits zu einer Zeit, wo in Doflein's Lehrbuche noch keine Spur dieser phylogenetischen Auffassung der Rhizopoden zu finden war, den abgeleiteten Charakter der Rhizopoden betonte, und die Abstammung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellaten vertrat.

Das erstemal betonte ich den abgeleiteten Charakter der Rhizopoden in meinen Studien „Über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen", (Bibliotheca botan. **67, 1907**) als ich bei Besprechung der amöboiden Gameten von *Drapanaldia* darauf hinwies, daß ich die Rhizopodenorganisation für sekundär halte.

In einer Arbeit **„Über merkwürdige amöboide Stadien einer höheren Grünalge"** (Berichte Deut. Bot. Ges. **1909,** 27) sage ich ausdrücklich: die Tatsache, daß eine hochdifferenzierte Alge auch noch amöboide Stadien zu bilden vermag, scheint mir nicht ganz uninteressant zu sein, im Hinblick auf die immer mehr durchdringende Anschauung, daß amöboide, resp. plasmoidale Zustände keineswegs immer als primitive Organisation aufgefaßt werden dürfen.

1912 erschien meine Arbeit **„Über Rhizopoden- und Palmellastadien bei Flagellaten"** (Arch. f. Protistenk. Bd. **25**, S. 153—200); hier weise ich rhizopodiale Organisation für die Chrysomonaden nach und betone ausdrücklich, daß wir die Tatsache, daß dauernd rhizopodiale Organisationen bei Flagellaten vorkommen, auch systematisch ausdrücken müssen; ich stellte damals den monadoiden die rhizopodialen Chrysomonaden als Rhizochrysidinen gegenüber, und S. 163 sage ich in der Note ausdrücklich: „Das Wort „Zurückschlagen" ist ein bloßes Zugeständnis an die früher allgemein herrschende Auffassung, der Amöbencharakter sei unter allen Umständen primär und ursprünglich. Ich weiß zu gut (ich verweise auf meine Zusammenstellung amöboider Stadien bei Algen und Pilzen . . .), daß das Häuflein echter Amöben immer mehr zusammenschmilzt und sich immer wieder echte Amöben als vorübergehende, oft mehr, oder minder dominierende, oft auch abschließende Stadien verschiedener Flagellaten entpuppen. Ob all die echten Amöben auf diese Weise phylogenetisch und ontogenetisch mit den Flagellaten in Beziehungen zu bringen sind, ist nicht unwahrscheinlich, und fast scheint mir, als wären alle Rhizopoden Flagellaten-Abkömmlinge" (vgl. in derselben Arbeit S. 167, die Note gegen Scherffel!).

Ich glaube, eindeutiger kann meine Auffassung von der Ableitung der Rhizopoden nicht ausgedrückt werden.

Im selben Jahre wies ich (**Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1912** Bd. 30, S. 152) einen dauernd rhizopodialen Organismus nach, der nur noch an dem Besitze des Leukosins als Flagellatendeszendent erkannt werden konnte. Die Arbeit schließt: „für das ganze Rhizopodenproblem ist aber das Ganze noch insofern von Bedeutung, als damit wieder ein neuer Beweis erbracht ist für die abgeleitete Stellung vieler, vielleicht aller heutiger Rhizopoden. Und diese Beziehungen sprechen immer mehr dafür, daß rhizopodiale Form allein gar kein Charakteristikum für primitive Organisation zu sein braucht, sondern daß die rhizopodiale Form vielmehr zunächst nur der morphologische Ausdruck einer, zumeist sekundären Anpassung an eine bestimmte Ernährungsweise darstellt."

1914 veröffentlichte ich eine zusammenfassende Studie **„Über Flagellaten und Algen"** (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. S. 136), in der ich ein System der gefärbten Flagellaten gab, soweit sie in Beziehung zu den Algen stehen. Hier wird bei der Besprechung der allgemeinen Entwicklungsmöglichkeiten der Flagellaten ausdrücklich angegeben, daß bei den Flagellaten realisiert sind:

1. die Weiterentwicklung als Flagellat,
2. die Entwicklung zu rhizopodialen Formen.

Diese Arbeit scheint Doflein ganz entgangen zu sein, im anderen Falle hätte er auch gewiß bei einem anderen Flagellatenproblem seine eigenen neuen Untersuchungen nicht so ausschlaggebend betont.

Meine **„Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten"** begannen im 36. Band des Arch. f. Protistenk. zu erscheinen. In der Einleitung dazu entwickelte ich in großen Zügen meine Theorie der Ableitung der Rhizopoden von den gefärbten Flagellaten, unter Berücksichtigung aller in Betracht kommenden Punkte: es werden alle Möglichkeiten besprochen, die das Zustandekommen der farblosen rhizopodialen Organisationen bei den Flagellaten ermöglichen, hier werden auch jene Momente erwähnt, die von den Rhizopoden her für eine Ableitung von den Flagellaten sprechen. Hier wird auch das im Prinzip für alle gefärbten Flagellatenreihen geltende Schema gegeben:

```
                              Flagellat
                             /         \
  Betonung d. animalischen                Betonung d. holophytischen
          Ernährung                               Ernährung
         /                                                \
Rhizopoden-Organisation                   (Celluläre) Algen-Organisation.
```

In den einzelnen Studien werden eine ganze Reihe, verschiedenen Flagellatenreihen angehörige rhizopodiale Organisationen aufgezeichnet. Der in der zweiten dieser Studien behandelte Organismus wird von Doflein in seinem Lehrbuche sogar etwas ausführlicher behandelt, um so mehr muß es auffallen, daß er es völlig verschweigt, daß ich bereits in der Einleitung zu diesen Studien eine zusammenfassende Darlegung meiner Theorie über die Ableitung der Rhizopoden gegeben habe; auch in seiner zitierten kleinen Arbeit ist kein Wort von der Darstellung meiner Rhizopodentheorie. So wird Doflein auch nicht behaupten können, daß ihm die zusammenfassende Darstellung meiner Rhizopodentheorie zu spät für die IV. Auflage, die bereits zu weit vorgeschritten war, zu Händen gekommen sei: er bespricht auf S. 425 den Organismus (*Dinamoebidium*), der in meiner zweiten Studie behandelt ist, — verschweigt aber S. 658, also über 200, d. i. 14 Bogen später, daß bereits

in der Einleitung zu meinen Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten jene Abteilungstheorie nicht nur ausgesprochen wurde, sondern auch begründet ist, die er an der gleichen Stelle für sich in Anspruch zu nehmen bemüht ist.

Im gleichen Jahre **1915** (Ber. d. Deut. Bot. Ges. Bd. 33, S. 427) erschien meine Arbeit: **„Animalische Ernährung bei den Grünalgen“.** Auch hier wird S. **429** wieder meine Rhizopodentheorie erwähnt, und am Schlusse ausdrücklich auf den abgeleiteten Charakter rhizopodialer Organisationen hingewiesen.

Da alle diese Arbeiten Doflein zugänglich waren, so ist das Verhalten Doflein's nicht leicht verständlich.

Aus meinen Arbeiten ergibt sich klar, daß hier eine konsequente, auf Jahre zurückgehende (1907) Einstellung auf das Problem der Phylogenie der Rhizopoden vorliegt. Hier wird Schritt für Schritt Tatsache auf Tatsache festgelegt, aber auch der Grundgedanke bereits frühzeitig in so klarer Form gegeben, daß es eigentlich verwunderlich erscheinen muß, daß dieser Grundgedanke nicht bereits Aufnahme in frühere Auflagen von Doflein's Buche fand.

Nun bezieht sich Doflein auf noch nicht völlig gearbeitete, oder noch unpublizierte Arbeiten; solche können doch unmöglich derartige Wertigkeit haben, daß lange vorher gemachte Untersuchungen, vorher aufgestellte Theorien einfach zunichte werden. Doflein's Beobachtungen können ja, so wertvoll sie auch sein mögen, doch nur Beiträge zur Bestätigung meiner Rhizopodentheorie sein, was ja Doflein in der kleinen Arbeit selber zugesteht (Zool. Anz. 1916, S. 158). „Die wichtigen Beobachtungen Pascher's begrüße ich um so mehr, als sie vorzüglich mit einer Reihe von Feststellungen übereinstimmen, welche ich .... machen konnte, aber über welche ich noch wenig veröffentlicht habe.“

Warum verschweigt Doflein auch hier, daß gerade in den von ihm zitierten wichtigen Beobachtungen, resp. in den Publikationen darüber, bereits eine fertig ausgebaute Theorie der Rhizopodenableitung gegeben ist. Wenn Doflein selber zugesteht, er habe noch wenig darüber veröffentlicht, dann gerade sollten doch die Arbeiten anderer Autoren, die bis 10 Jahre vor Doflein's neuerworbener Überzeugung liegen, in einem Lehrbuch zu ihrem Rechte kommen! Oder schätzt Doflein seine wenigen Arbeiten auf dem Gebiete — ich spreche von den durch die Publikation zugänglichen — unter allen Umständen für so wertvoll ein, daß darüber in einem Lehrbuch der historische Werdegang einer bestimmten Erkenntnis subjektiv verbogen werden kann?

Das Charakteristikum deutscher Lehrbücher war, objektive Stellungnahme zu den Ergebnissen der Wissenschaft in historischer, wie materieller Hinsicht, — Doflein's Lehrbuch wird diesem Momente gewiß nicht gerecht!

Daß Doflein in den alten Auflagen die Flagellaten vor den Rhizopoden behandelte, hat gar nichts mit dem abgeleiteten Charakter der Rhizopoden zu tun, sondern geht darauf zurück, daß Doflein die Spirochäten als Proflagellaten auffaßt, und damit eine Brücke zu den Schizophyten spez. der Bakterien zu schlagen versuchte. Die Voranstellung der Flagellaten in den ersten Auflagen seines Buches geht also gar nicht auf unser Problem zurück und beweist daher gar nichts für den geistigen Anteil an der behandelten Theorie.

Nun gibt aber DOFLEIN an, daß er in den letzten Auflagen seines Lehrbuches immer wieder die Flagellaten in ihren ursprünglichen Formen als primitiver als die Rhizopoden hinstellte. Ich konnte keine dies einwandfrei bezeugende Stelle finden, konnte aber auch die verschiedenen, immer dicker werdenden Bücher nicht genau prüfen. Aber dann hat DOFLEIN zunächst einwandfrei nachzuweisen, daß es noch ursprüngliche Formen gibt; der Beweis wird sehr schwierig sein, ich beschäftigte mich länger und vielseitiger, als DOFLEIN, mit den Flagellaten, möchte aber nicht vor dieser Aufgabe stehen. Selbstredend ist, daß das Wort ursprünglich nur im eigentlichen Sinne gebraucht wird, wird es in einem uneigentlichen Sinne gebraucht, dann besagt ja der Satz von vorneherein nichts.

Ich halte es für sehr wohl möglich, daß jeder, der sich mit Flagellaten beschäftigt, schließlich auf die Rhizopoden-Ableitung kommt, aber der Umstand, daß auch der Verfasser eines Protozoenlehrbuches diese Anschauung erwirbt, scheint mir nicht jene Bedeutung zu haben, daß er die Tatsache aus der Welt schafft, daß bereits vor ihm dieselbe Anschauung durch Druck fixiert und durch zahlreiche Beobachtungen bewiesen ist, soweit phylogenetische Anschauungen überhaupt beweisbar sind.

Nun scheint sich DOFLEIN selber nicht völlig auf die nun auch von ihm vertretene, aber nicht von ihm herrührende Theorie der Rhizopodenableitung eingestellt zu haben. In seinem Lehrbuche findet sich ein vielbesagender, großer, unverständlicher Widerspruch! Leitet man die Rhizopoden von den Flagellaten ab, dann muß man den Schwärmern der Rhizopoden phylogenetische Bedeutung zuerkennen. Das besagt DOFLEIN S. 658 selbst, aber auf S. 255 wird die phyletische Bedeutung der Schwärmer ausdrücklich bestritten. DOFLEIN vertritt auf S. 255 genau noch denselben Standpunkt alter Auflagen seines Buches, dessenthalben ich ihn bereits seiner Zeit angriff, wobei ich zeigte, wie verfehlt es sei, die Algen als Gegenbeweis für die phyletische Auswertbarkeit der Schwärmer indirekt zu verwerten. Dieser Widerspruch ist in gutem Sinne für DOFLEIN nur so erklärbar, wenn man annimmt, daß DOFLEIN, als er S. 255 als druckfertig abgab, noch nicht die Rhizopodenableitung, wie ich sie seit 10 Jahren vertrete, in sich aufgenommen hatte und seine Überzeugung erst zwischen der Druckabgabe von S. 255 und S. 658 erwarb, diese gewiß also nicht sehr weit zurückgreift. Daß DOFLEIN aus Flüchtigkeit der Stoffbehandlung diese Stelle, die immerhin zu den markanteren im Buche gehört, versehentlich stehen ließ, ist eine einem Forscher, wie DOFLEIN gegenüber, einfach unmögliche Annahme. So scheint DOFLEIN erst relativ spät zu seiner „Überzeugung" gekommen zu sein.

Es ist noch ein Moment vorhanden, das nicht für eine sehr klare Verarbeitung der Rhizopodentheorie von Seite DOFLEIN's spricht. Ich gestehe gern zu, daß ich als Anfänger ebenfalls die Bedeutung der Chrysomonaden in phyletischer Beziehung überschätzte, da ich mich damals, wie vielleicht DOFLEIN jetzt, durch die relativ durchsichtigen Verhältnisse, die bei den Chrysomonaden da sind, zu falschen Verallgemeinerungen hinreißen ließ. Es war eine Art Kinderkrankheit zu Beginn meiner Flagellatenforschung. Nach DOFLEIN sollen nun die Chrysomonaden das Magma sein, denen die Rhizopoden entstammen. Dabei aber unterläßt er aus der Tatsache, daß er selber in seinem Lehrbuche dauernd rhizopodiale Organisationen



bespricht, die mit aller wünschenswerten Deutlichkeit anderen Flagellatenreihen angehören, Schlüsse zu ziehen.

So findet man wiederholt Andeutungen, daß die Theorie der Rhizopodenableitung, die er im Lehrbuch so gern für sich in Anspruch nehmen möchte, die von ihm behandelten Tatsachen nicht in einer Weise durchdringt, wie wenn es Fleisch von eigenem Fleische wäre. Denn dann wären solche Inkonsequenzen und Widersprüche einfach unmöglich!

Noch zu einer Sache muß ich Stellung nehmen. Das Flagellatensystem Doflein's unterscheidet sich wesentlich von seinen früheren Versuchen, daß er den autotrophen Reihen der Phytomastiginen die Zoomastiginen gegenüberstellt.[1] Im Abschnitt vorher sagte er, seine eigenen neuen Untersuchungen hätten dies ergeben. Nun besitzen Doflein's eigene Untersuchungen wohl nur für Doflein allein eine solche Wertigkeit, daß er sie den Untersuchungen aller anderen Forscher voranstellt. Der Anteil Doflein's an der positiven Erweiterung unserer Erkenntnis der Protisten ist eigentlich nicht sehr bedeutend, wohl aber die kompilatorische und assimilierte. Dabei vernachlässigt Doflein auch hier wieder, was bereits vor ihm gerade in dieser Hinsicht gearbeitet wurde. Hier hätten sollen die Arbeiten von Klebs, Ternetz, Zumstein, Alexeieff erwähnt werden. Es findet sich kein Wort davon, daß bereits Scherffel auf die Beziehungen zwischen Protomonadinen und Chrysomonadinen aufmerksam machte, daß Alexeieff die Monadidae am liebsten als farblos gewordene Chrysomonaden ansprach, und daß ich Vertreter von *Oicomonas* und *Monas* als farblose Chrysomonaden einstellte und dieser Auffassung farbloser Flagellaten auch systematisch gerecht wurde. Ich glaube, auch der gewesen zu sein, der zuerst die farblosen Flagellatenreihen als achromogene, künstlich zusammengefaßte Seitenzweige gefärbter Flagellaten auffaßte; z. B. in meiner Süßwasser-Flora, Bd. 1 S. 12. Daß dies mit wünschenswerter Klarheit geschah, ist daraus ersichtlich, daß mich Senn gerade in diesem Punkte bei der Besprechung dieses Bandes in der Zeitschr. f. Botanik angriff. Und in der von Doflein völlig unbeachteten Arbeit „Über Flagellaten und Algen“ sage ich ausdrücklich: „Es sei hier ausdrücklich betont, daß in keiner Flagellatenreihe sich ursprüngliche Formen finden. Die farblosen Flagellaten, die speziell in ihren rhizopodialen Formen so gerne, und dabei so fälschlich als Muster primitiver Formen auf den ersten Seiten unserer einschlägigen Bücher paradieren, erweisen sich immer mehr als sekundär modifizierte, oft in ihrer Organisation kompliziertest angepaßter Formen“ (Ber. d. Deut. Bot. Ges. Bd. 32, 1914, S. 150).

Und so ist auch die Umstellung der gefärbten und farblosen Reihen der Flagellaten, die Doflein vornimmt, kein absolutes Novum, neu sind nur die Namen. Ich hätte aber solch heterogene Konvergenzen, wie es die farblosen Flagellatenreihen sind, niemals als systematische Einheit zusammengefaßt und habe es auch nicht getan in meiner Notiz zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen (Ber.

---

[1]) Doflein gibt damit die unverständliche Einteilung in Eu-, Dino- und Cystoflagellaten, gegen die ich mich immer gewendet habe, auf. Er behauptet zwar, die Kenner der Protozoen hätten sein Protozoensystem angenommen; ich gestehe gern, trotz dieser captatio benevolentiae dann niemals ein Kenner gewesen zu sein, dann sind aber auch unsere führenden Protistologen ebenfalls keine Kenner.



d. Deut. Bot. Ges. 1916, Bd. 34, S. 440), wo ich das ganze Problem der farblosen Flagellaten erörterte.

Gegen die speziellere Systematik der farblosen Reihen, wie sie DOFLEIN vornimmt und die ganz willkürlich ohne einleuchtende Gesichtspunkte erfaßt ist, werde ich mich gelegentlich wenden.

Die Reihenfolge der gefärbten Flagellatenreihen aber, die DOFLEIN gibt, ist nicht von DOFLEIN; die Idee, daß die Dinoflagellaten in die Nähe der Cryptomonaden gehören, wurde bereits lange vor DOFLEIN's jetziger Auflage von mehreren zoologischen, wie botanischen Autoren vertreten, von mir aber bis in die feinsten morphologischen Details nachgewiesen. (PASCHER, Über die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen, Ber. d. Deut. Bot. Ges. Bd. 29, 1911, S. 193 und Ber. d. Deut. Bot. Ges. Bd. 32, 1914, S. 152.) Im übrigen gab ich in meinen Studien über Flagellaten und Algen (Ber. d. Deut. Bot. Ges. Bd. 32, S. 158) bereits 1914 eine Reihenfolge der gefärbten Flagellaten, die sich fast völlig mit der DOFLEIN's deckt und sich nur dadurch von letzterer scheidet, daß sie noch die Flagellatenreihen der Desmomonadales und Heterochloridales, die DOFLEIN überhaupt nicht nennt, kennt und die Volvocales aus Gründen der morphogenetischen Übersicht des allgemeinen Entwicklungsganges der gefärbten Flagellaten zu Algen vor den Eugleninen und Chloromonadinen behandelt. Es ist hier mehr vorgearbeitet, als DOFLEIN zu wissen scheint.

DOFLEIN scheint auch alle gefärbten Flagellaten auf die Chrysomonaden zurückführen zu wollen. Daß es falsch ist, alle Rhizopoden und alle farblosen Flagellatenreihen auf Chrysomonaden zurückzuführen,[1]) können wir nach dem, was wir heute sicher wissen, ruhig sagen. Nun stellt DOFLEIN eine breitere Darstellung und Beweisführung in Aussicht. Ich glaube, annehmen zu dürfen, sie wird nicht glücken.

Eines möchte ich, und wohl viele andere Flagellatenforscher, speziell botanischer Richtung gerne sehen; daß die Resultate oft mühseliger Forschung und die Ideen der einzelnen Forscher in den kommenden Arbeiten DOFLEIN's auch zu ihrem Rechte kommen und in ihrer historischen, wie materiellen Wertigkeit entsprechend wahrhafter zum Ausdruck kommen, als es in der jetzigen Auflage geschah. Die freiwillig übernommene Arbeit, ein großes Wissensgebiet kompilatorisch und ordnend zu einem Lehrbuche zu sichten, gibt, wenn objektiv und wahrhaft durchgeführt. nicht nur das schöne, schwere Recht, zum rechten Urteilen, sondern auch klare, feinnuanzierte Pflichten: vor allem die Achtung vor der Tatsächlichkeit der Leistungen der anderen. Schließlich werden ja die meisten Untersuchungen und

[1]) Auch hier finden sich unerklärliche Widersprüche: S. 397 redet er der Polyphylie der farblosen Flagellaten das Wort, sagt aber im Abschnitt vorher, daß sich die tierischen Flagellaten als viel einheitlichere Verbände herausstellen, als vermutet, S. 658 spricht er die Chrysomonadinen als die niedersten uns bekannten Protozoen an, von denen aus die Entwicklung zu den tierischen Mastigophoren auf dem Wege über die Protomonadinen fortschritt. Was ist nun die eigentlich gültige Meinung? Oder hat sich während der Drucklegung die Überzeugung DOFLEIN's geändert?



Arbeiten aus einem tieferen Grunde heraus gemacht, Ideen aus einem anderen Bedürfnisse heraus aufgestellt und aufgebaut, als um den Verfasser eines Lehrbuches „anzuregen". Und der Umstand, daß schließlich auch der Verfasser eines Lehrbuches sich modernen Problemen zuwendet und zu Ideen kommt, schafft die Tatsache nicht fort, daß eben bereits vorher analoge Arbeiten ausgeführt und dieselben Ideen aufgestellt wurden.

Die psychologische Seite des Ganzen auch nur andeutungsweise zu behandeln, versage ich mir.

Ich fasse nun zusammen:

1. Doflein gibt in seinem Lehrbuch nicht an, daß die von ihm beanspruchte Idee der Rhizopodenableitung bereits vor ihm nicht nur von mir fixiert, sondern auch durch zahlreiche Beobachtungen belegt wurde. Seine Darstellung im Lehrbuch entspricht in keiner Weise den historischen, wie materiellen Verhältnissen [1]) und verbiegt die historische Tatsächlichkeit zu seinen Gunsten.

2. Doflein waren meine Arbeiten zugänglich, großenteils sind sie auch zitiert, teilweise auch in den Text verwoben; nur die Tatsache, daß in diesen Arbeiten bereits die Theorie der Rhizopodenableitung gegeben war, unterläßt er anzugeben.

3. In Doflein's Lehrbuch finden sich große prinzipielle Widersprüche, die nur sehr schwer verständlich sind, bei der Voraussetzung, er hätte die Idee der Rhizopodenableitung bereits frühzeitig erworben.

4. Die Idee, daß die farblosen Flagellatenreihen abgeleitet sind, geht nicht auf Doflein zurück; sie ist bereits in 2 Arbeiten von mir enthalten die 2 Jahre vor Doflein's Buch erschienen, und wurde außerdem in einer Arbeit, die gleichzeitig mit Doflein's Lehrbuch erschien, ausführlich behandelt.

5. Die Reihenfolge der gefärbten Flagellatenreihen in seinem System war bereits vor Doflein gegeben. Sie findet sich auch vertieft und bereits begründet 1914 in einer meiner Arbeiten.

Ich werde Gelegenheit haben an anderer Stelle die Irrtümer, falschen Angaben, Auslassungen, Flüchtigkeiten und Widersprüche anzuführen, die Doflein bei seiner Bearbeitung sowohl im speziellen Teile der Flagellaten, wie auch in einzelnen allgemeinen Kapiteln unterlaufen sind. Teilweise geschah es ja bereits von anderen.

---

[1]) Sachlich sei bemerkt, daß eine Reihe von Figuren in Doflein's Lehrbuch, die teilweise auf andere Autoren und mich zurückgehen, meiner „Süßwasserflora" entnommen sind, ohne daß dies angegeben wird. Ich erwähne hier nur: 333a—d, 344, 345, 346, 349, 350, 372, 373, 391 z. T., 392, 398, 400. Ich wende mich hier auch dagegen, daß Doflein meine Figuren frei abändert (Fig. 344 und 339); plastisch hat noch niemand Flagellaten gesehen. Durch eine phantasievolle Darstellung werden sie weder richtiger, noch klarer.

Aus der Abteilung für Tropenhygiene des Kolonial-Instituts in Amsterdam. Direktor Prof. Dr. J. J. van Loghem.

Über die Cystenbildung des *Chilomastix mesnili* Wenyon.

Von
Dr. N. H. Swellengrebel,
Privatdozenten a. d. Universität und Vorsteher des Zoologischen Laboratoriums des Instituts.

(Hierzu Tafel 1 u. 2 und 1 Textfigur.)

Chilomastix mesnili wurde zuerst von Wenyon (1910) unter dem Namen *Macrostoma mesnili* als eine neue Art anerkannt, obwohl schon vorher Ucke (1908), der die Art für *Trichomonas* hielt, von derselben eine gute Abbildung gab. *C. mesnili* wurde von verschiedenen Forschern beobachtet (vgl. die betreffende Literatur bei Prowazek 1914), der Anlaß für die Veröffentlichung meiner Befunde ist aber, daß meines Erachtens die Encystierung dieses Parasiten bis jetzt unvollständig beschrieben wurde. Wenyon erwähnt einkernige Cysten, wobei im Innern Überreste des Cytostoms zu finden sind, Brumpt (1912) sah kleine Cysten mit großem Kerne, Ucke und Gäbel (1914) halten für Cysten Gebilde, die von anderen als *Blastocystis hominis* angesprochen werden, letztere Formen sind nach Wenyon Degenerationsprodukte des *C. mesnili.*

Die Namengebung der Art ist sehr verwickelt, sie ist von Prowazek zusammengestellt. Es sei hier nur erwähnt, daß Prowazek's *Fanapepea* sich von *Chilomastix* unterscheidet durch die Gegenwart von 2 anstatt 3 Geißeln; Gäbel's *Difaemus* hat keine undulierende Membran im Cytostom.



Ob *C. mesnili* pathogen ist oder nicht, ist eine noch nicht gelöste Frage. Meine Beobachtungen können dazu keine neuen Beiträge liefern, da von den drei Fällen, die ich zu Gesicht bekam, einer keine deutliche Darmstörung aufwies, der zweite neben *C. mesnili* auch *Entamoeba histolytica* und der dritte *E. coli* beherbergte.

Neben der Lebenduntersuchung, wobei in Übereinstimmung mit Wenyon außer den typischen birnförmigen Flagellaten auch kleine abgerundete gefunden wurden, wurde das Material feucht in Sublimatalkohol fixiert und mit Heidenhain'schem oder Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt. Im folgenden werde ich die an den drei Fällen erhobenen Befunde getrennt beschreiben.

Fall Nr. 1. Infektion mit *C. mesnili* allein (Fig. 1—5).

Die Flagellaten zeigen die bekannte birnförmige Gestalt (Fig. 1) mit 2 Basalkörnern; von dem einen geht die undulierende Membran und eine Geißel aus, von dem anderen zwei Geißeln. Fig. 2 zeigt nur eine Geißel neben der undulierenden Membran. Außer den Flagellaten kamen auch ovale Formen zur Beobachtung mit demselben Kernbau und grobvakuolärer Struktur des Cytoplasmas (Fig. 4) und weiter kleinere runde Formen mit deutlicher Cystenwand und kleinem bläschenförmigen Kern (Fig. 5).

Fall Nr. 2. Mischinfektion mit *Entamoeba histolytica* und „Blastocystis" (Fig. 6—23).

In Fig. 6—7 sind die feucht fixierten, nach Heidenhain gefärbten Flagellaten abgebildet, in Fig. 8 ein trocken fixiertes, nach Giemsa gefärbtes Individuum. In Fig. 6 ist außer den drei Geißeln und der undulierenden Membran eine vom vorderen Basalkorn ausgehende Fibrille zu sehen, die nach hinten verläuft und wahrscheinlich eine besonders deutlich ausgeprägte Peristomfibrille darstellt. In Fig. 7 ist eine der freien Geißeln offenbar abgebrochen, ein solches Ereignis warnt davor, auf Grund des Mangels einer Geißel eine neue Art aufzustellen. Fig. 9 zeigt nur zwei freie Geißeln, Fig. 12 nur noch eine undulierende Membran, Fig. 10 hat keine Bewegungsorganelle mehr, aber zeigt noch ein Cytostom. Der Wechsel der Befunde macht es zweifelhaft, ob die Zerteilung der Art *Chilomastix mesnili* in neue Unterarten und -Genera (*Fanapepea, Difaemus*) zu Recht besteht.

Die Abrundung der Flagellaten war hier vielfach zu beobachten. Fig. 11 zeigt noch die undulierende Membran mit dem Cytostom. Fig. 13 zeigt noch die Stützfibrille des letzteren. Fig. 14—16 zeigen abgerundete Formen mit Kern und Plasmastruktur, die mit jener der vorhergehenden Gebilde in allen Einzelheiten identisch ist, wobei

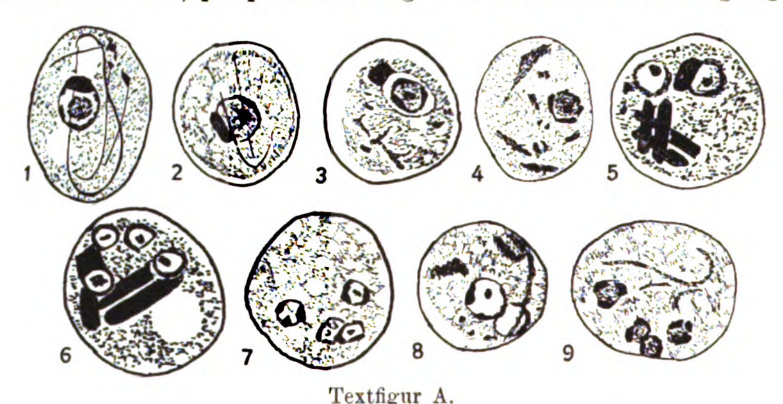
aber die letzten Überreste der Bewegungsorganelle verschwunden sind. Im Gegensatz zu den begeißelten Formen ist der Bau des Cytoplasmas der abgerundeten Formen fast durchweg fein alveolär. Die Größe der abgerundeten Formen wird nach und nach geringer (Fig. 17—21), zuletzt zeigt sich eine deutliche Cystenwand (Fig. 20, 21). Gebilde wie jene von Fig. 4, 5 (Fall Nr. 1) und Fig. 18, 20 (Fall Nr. 2) stimmen miteinander überein, aus diesem Grunde habe ich gemeint, auch im Falle 1 Fig. 4, 5 dem *Chilomastix* zurechnen zu können, obwohl hier der Zusammenhang nicht so klar war wie im zweiten Falle. Die Tatsache, daß bei dem Kerne der Cyste zuerst ein Innenkörper gefunden wird (Fig. 20), sodann zwei (Fig. 21), scheint auf Kernteilung hinzuweisen. In der Tat kommen auch zweikernige Cysten vor (Fig. 22). Auch wurden vierkernige Formen aufgefunden (Fig. 23) mit chromatischen Gebilden neben den Kernen. Ob sie auch zu *Chilomastix* gehörten, war mit dem von Fall 2 erhaltenen Material nicht zu entscheiden.

Fall Nr. 3. Mischinfektion mit *Entamoeba coli* und *Amoeba limax*. Die Flagellaten waren in den von diesem Falle erhaltenen Präparaten zu stark differenziert, aber die typische Birnform ist doch vorhanden (Fig. 24). Die abgerundeten Formen stimmen völlig mit dem vorhergehenden Falle überein (Fig. 25—28) und erheischen folglich keine neue Beschreibung; nur sei auf zweikernige Formen hingewiesen (Fig. 26), deren auch Brumpt Erwähnung tat; bei den letzteren war der Bewegungsapparat allerdings teilweise erhalten. Die Anfangsstadien der Encystierung waren größer wie jene des zweiten Falles (Fig. 29, 30), aber zuletzt entstehen doch die gleichen einkernigen Cysten (Fig. 32). In denselben traten chromidiale Gebilde auf (Fig. 32—34, 37), der Kern teilt sich (Fig. 36) und es entsteht eine zweikernige Cyste (Fig. 35), aus welcher durch nachfolgende Kernteilung eine vierkernige Cyste entsteht (Fig. 39, 40), völlig übereinstimmend (auch durch die Gegenwart stäbchenförmiger Chromidien) mit dem in Fig. 23 abgebildeten Stadium des zweiten Falles. Diese vierkernigen Cysten zeigen oberflächliche Ähnlichkeit mit Cysten von *Entamoeba tetragena*, sind aber viel kleiner.

Die hier beschriebene Cystenbildung des *C. mesnili* steht nicht in Widerspruch mit den Beschreibungen Wenyon's, Brumpt's und Prowazek's; meine Beschreibung ist eine Bestätigung, aber zugleich eine Ergänzung der letzteren.

Bei einem nachträglich eingekommenen Falle mit beweglichen *Chilomastix* im Stuhle konnten speziell die ersten Stadien der En-

cystierung studiert werden, da hier, im Gegensatz zu den oben besprochenen Fällen, das präcystische geißellose Stadium fehlte. Zunächst sind in der Cyste die 3 Geißeln, 3 Basalkörner und die Peristomfibrille ganz deutlich (Textfig. A 1). Der bläschenförmige Kern enthält im Innern eine Chromatinansammlung in einem Ringe gelegen, im Zentrum desselben findet sich ziemlich konstant ein kleines Korn vor; peripher ist ein großer Chromatinbrocken gelegen.



Textfigur A.

Letzteres kommt immer mehr außerhalb der Kernkontur zu liegen, indem die Geißelreste an Deutlichkeit einbüßen (Textfig. A 2). Zuletzt ist der Chromatinbrocken gänzlich außerhalb des Kernes gelegen; die Geißelreste sind auf diesem Stadium nur noch kaum als solche zu erkennen; die Kernkontur wird weniger scharf, indem der Zentralkörper des Kernes an Schärfe gewinnt und nun aussieht wie ein Kern in einer Vakuole gelegen (Textfig. A 3). Im nächsten Stadium sind die Geißelreste oft zu chromidienartigen Gebilden angeschwollen, der Kern ist kompakt, er gleicht dem Zentralkörper der vorigen Stadien und ist wohl mit diesem zu identifizieren, indem der Außenkern verschwunden ist (Textfig. A 4). Neben diesen Cysten wurden solche gefunden mit zwei und vier Kernen (Textfig. A 5 u. 6) und stäbchenförmigen Chromidien, oder auch ohne solchen (Textfig. A 7). Wie im vorigen Falle kann die Zugehörigkeit dieser Stadien zu *C. mesnili* nur vermutet werden.

In einem letzten Falle fanden sich (neben beweglichen *Chilomastix*) nur zwei- und vierkernige Cysten vor, die allerdings deutliche Geißelreste, aber keine Chromidien aufwiesen (Textfig. A 8 u. 9).

Literaturverzeichnis.

ALEXEIEFF (1912): Zool. Anz. Bd. 39 Nr. 23/24.
BRUMPT (1912): Bull. soc. pathol. exot. Bd. 5 p. 725.
GÄBEL (1914): Arch. f. Protistenk. Bd. 34 p. 1.
PROWAZEK (1914): Beih. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 18 Beiheft 5.
UCKE (1908): Zentralbl. f. Bakt. I. Abt. Bd. 45 p. 231.
WENYON (1910): Parasitology. Bd. 3 p. 210.

Tafelerklärung.

Die Figuren sind bei Vergrößerung ZEISS Apochrom. Olimm. 2 mm Kompens.-Okul. Nr. 12 mit dem Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1—5. Fall Nr. 1.
Fig. 6—23. Fall Nr. 2.
Fig. 24—40. Fall Nr. 3.

Über die Teilung der Trypanosomenzelle nebst Bemerkungen zur Organisation einiger nahestehender Flagellaten.

Von
Max H. Kuczynski,
zurzeit im Felde.

(Hierzu Tafel 3 und Tafel 4 obere Hälfte.)

Es soll in Folge noch einmal in aller Kürze von der Teilung der Trypanosomen die Rede sein. Aus dem noch heute bestehendem Widerstreit der Meinungen erhellt die große Schwierigkeit der Untersuchung. Es ist hier nicht der Platz, die Geschichte dieser stark aufgebauschten Streitfrage zu bringen, zumal fast jede Arbeit der letzten Jahre sich hierüber ausläßt. Es genüge, auf die Ansichten ROSENBUSCH's 1909 [1]), die von KÜHN und von SCHUCKMANN [2]) 1911—1912 hinzuweisen. HARTMANN hatte 1907 in Gemeinschaft mit dem verewigten v. PROWAZEK die Lehre von dem Vorhandensein vom Hauptkern gesonderter kinetischer Elemente bei bestimmten Protozoen aufgestellt. Dieselbe geht von einer auf Grund von vergleichenden Studien erschlossenen Sonderung rein vegetativer und und lokomotorischer oder besser kinetischer Potenzen und ihrer stofflichen Grundlagen aus (Centriol-Basalkorn-Blepharoplast-Reihe). Die vegetativen sind an den alten „Kern" oder Hauptkern im wesentlichen geknüpft, während die kinetischen vielleicht ursprüng-

[1]) ROSENBUSCH, F. (1909): Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

[2]) KÜHN, A. u. v. SCHUCKMANN, W. (1911): Über den Bau und die Teilungserscheinungen von *Trypanosoma brucei*. Sitz.-Ber. d. Akad. Heidelberg. 11. Abh.
— — (1912): Cytologische Studien an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl.-Bd. 2. Festschrift f. SPENGEL.

lich in ihm geborgen, auch oftmals in ihm nachweisbar sind, bei diesen Einzelligen aber als erkennbare Gebilde sich von ihm sondern und unter Mitnahme oder Anziehung wenig vegetativen Materiales gegebenen Falles zu neuen Kernformen zusammensetzen, die durch ihre besonders betonte „lokomotorische" Komponente zu den Hauptkernen in einen gewissen Gegensatz treten. Die kinetischen Elemente leisten oder leiten die Teilungsvorgänge, die Polarität, die sog. cyklischen Veränderungen. Sie werden mit den Centrosomen der Vielzelligen verglichen. Ihre höchste Differenzierung bei den Protozoen fand HARTMANN, abgesehen von einigen aus dem Rahmen fallenden Einzelbefunden der Zweikernigkeit (Radiolarien, Paramoeba), bei jener Gruppe von Geißeltieren, welche er, an SCHAUDINN's glänzende Befunde anknüpfend, zu der Ordnung der Zweikerner, der Binucleata, erhob.

Im Praktikum heißt es darüber 1915:

„Das Hauptcharakteristikum der Ordnung besteht jedoch in der Art der Inserierung der einen resp. der beiden Geißeln, deren Basalkörner im Gegensatz zu verwandten Protomonadinen stets mit einem besonderen lokomotorischen Kern, dem Blepharoplasten oder Kinetonucleus in Verbindung stehen (mit oder ohne Rhizoplasten). Der Blepharoplast ist in der Regel kleiner als der eigentliche Hauptkern oder vegetative Kern".

Hierzu seien einige auch im Sinne HARTMANN's geltende kritische Bemerkungen gestattet. Die Unterscheidung „vegetativ" und „lokomotorisch" ist nicht rein „physiologisch" zu verstehen, sondern zoologisch im älteren Sinne gleich morphologisch oder besser morphogenetisch. In Wirklichkeit handelt es sich ja nicht so sehr um Wesensunterschiede uns unbekannter Grundfunktionen, welche wir zunächst doch noch auf keine Weise ergründen können, als um eine der älteren Physiologie entlehnte Arbeits- und Bearbeitungseinteilung die lediglich als Orientierung für die weitere Forschung gedacht ist. Auffallend genug ist es jedoch, daß das lokomotorische Element: Basalkorn, Centriol oder Blepharoplast in bemerkenswerten Beziehungen zu den Funktionen der Bewegung und der Sinnesempfindung zu stehen scheint, wenn auch nur vielleicht als Kern- und Zellzerteiler sowie als Urelement gestaltgebender Fasersysteme, welche die richtungslose, träge Bewegung in eine schnelle und geordnete wandeln, sowie den Sinnesreizen, die zuströmen, den Weg weisen. Wir berühren hier bewußt die viel besprochene Frage der Entstehung der Geißel- und Wimperhaare sowie andererseits die Neuronenlehre. Wir berühren absichtlich die Fragen, ohne sie zu be-

sprechen, bloß um die theoretische Wichtigkeit zu betonen, welche einer exakten Behandlung unseres Problems innewohnt.

Hartmann hatte also versucht, aus den Schaudinn'schen Ergebnissen notwendige, uns höchst wichtige Folgerungen zu ziehen, welche geeignet waren, aufs neue die Protozoenkunde zu beleben und in die Beziehung zu bringen mit großen Problemen der allgemeinen Lehre vom Leben. Die Untersuchungen Schaudinn's sind aber außerordentlich schwierig nachzuprüfen und zu vollem Resultate ist bis heute kein Nachuntersucher gekommen. Darum mußte die Theorie sich nach neuen Beweisen für ihre Gültigkeit umsehen, denn die Zahl derer ist nicht klein, welche die Angaben Schaudinn's für irrtümlich infolge veralteter Technik halten und selbst auf Grund eigener Untersuchungen oder Überlegungen zu entgegengesetzten Resultaten gekommen sind.

Die Rosenbusch'sche Arbeit wollte nun auf dem Wege der Zellforschung eine Bestätigung der Schaudinn'schen Auffassung des Blepharoplast — Kinetonucleus liefern. Tatsächlich glaubte Rosenbusch für eine Reihe von Trypanosomen den Nachweis führen zu können, daß beide — Haupt- und Blepharoplastkern — Vollkerne seien und sich auf mitotischem Wege teilten. Der Blepharoplast sollte sich teilen und aus dem Tochterblepharoplast durch heteropole Teilung das Basalkorn hervorgehen, welches die zweite Geißel sprossen läßt. Zu dem gleichen Ergebnisse kam eine in Deutschland fast unbekannte Arbeit von E. Hindle bei *Tryp. dimorphon.*[1])

Zu wesentlich anderen Resultaten kamen Kühn und v. Schuckmann.

1. Neben einem nur in Rudimenten nachgewiesenen mitotischen kommt ein amitotischer Kernteilungsvorgang am Hauptkern zur Beobachtung. Dieser wird durch das Auftreten bzw. die Teilung des sog. Randkörpers eingeleitet. Hierzu sei bemerkt, daß dieser gleichfalls bereits von Hindle beobachtet worden ist, was Kühn und v. Schuckmann nicht erwähnen.

2. Der Blepharoplast teilt sich durch einfache Durchschnürung.

3. Die neue Randgeißel bzw. undulierende Membran entsteht im wesentlichen durch Spaltung aus der alten.

Die Arbeit zeichnet sich gegenüber den früheren über Trypanosomen durch eine sehr sorgsame und vielseitigere Technik aus,

[1]) Hindle, E. (1909): Life-History of *Tryp. dimorphon.* Univ California Publ. Zool. 6 p. 127.

Rosenbusch, F. (1909): Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 263.



daß sie angetan erscheint, unser Urteil sehr stark zu ihren Gunsten zu beeinflussen. Dessenungeachtet kam ich schon vor längerer Zeit zu anderen Resultaten, welche sich trotz mehrfacher Überarbeitung stets wieder bestätigt haben und über die ich auf Anregung von Herrn Prof. Hartmann berichten möchte, wiewohl sie zum Teil zeitlich recht weit zurückliegen, waren sie doch in den Jahren 1911 bis 1915 gewonnen auf dem Wege steter mikroskopischer Kontrolle von Experimenten, welche zum Teil nicht in Hinsicht auf die Schaudinn'schen Theorien angestellt waren.

Meine eigenen Untersuchungen führten mich zum Studium von *Trypanosoma brucei, lewisi, equiperdum* und *congolense.*

Daneben hatte ich ein sehr reichliches Material von freilebenden Flagellaten und von *Prowazekella* (*Heteromita, Bodo* usw.) *lacertae.* Grassi em. Alexeieff. Über diese beiden Reihen von Beobachtungen werde ich nach dem Kriege, wenn ich mein Material gesichtet habe und mir wieder Literatur zur Verfügung steht, berichten. Hier seien sie nur ganz kurz vergleichsweise herangezogen. Bei dieser Gelegenheit sei ganz besonders hervorgehoben, wie außerordentlich mangelhaft noch unsere Kenntnisse der Flagellaten sind, die, im wesentlichen aus der Notwendigkeit der medizinischen Praxis stammend, einer großen soliden Basis entbehren. Jede neue Arbeit auf diesem Gebiete bringt beinahe Überraschungen.

Es bestehen cytologische Unterschiede zwischen den einzelnen Trypanosomen, die ebenso wie das Gebahren der lebenden Tiere eine Diagnose gestatten.

Es sei auf das Handbuch von Prowazek sowie auf den Atlas von Neumann-Mayer verwiesen.

Die klarsten Verhältnisse scheinen bei *Trypanosoma equiperdum* und *dimorphon* obzuwalten. Von hier aus gelingt es dann leichter, die mehr verschwommenen Verhältnisse bei *brucei* und *lewisi* zu durchdringen.

Der „Ruhekern" dieser Tiere ist zur Genüge bekannt (Fig. 25 und 35). Ein Kernbläschen, in dem zentral eine massige Kugel zu schwimmen scheint, der sog. Binnenkörper. Im allgemeinen zeigen weder Giemsa- noch E.-H.- oder Hämalaun-Präparate weitere Strukturen an ihm. Zentrale oder periphere Intensitätsunterschiede der Färbung können durch physikalische Vorgänge hinreichend erklärt werden, sind also kaum zu verwerten. Die sog. Kernsaftzone erscheint meist strukturlos, höchstens peripher etwas stärker tingiert (Fig. 25). Selten findet sich randwärts eine deutlich fein granulierte Schicht. Ganz selten — in tadellos fixierten Präparaten natürlich

— deutlich körnig-färbbare Massen im Kernraum, so wie es in Trockenpräparaten die Regel bildet (Fig. 1 u. 29). Oftmals ist damit die Struktur des Kernes erschöpft. In anderen Fällen findet man in ihm noch ein kleineres, randständiges Körnchen, welches dem Bilde nach sich irgendwann vom Binnenkörper ablöst (Fig. 3, 4, 20) oder neben ihm eine Sonderexistenz führen kann, den von Hindle gesehenen und von Kühn und v. Schuckmann beschriebenen Randkörper. Seine Existenz ist schon ein Hinweis auf die Kernteilung, denn er funktioniert nach Art eines intranucleären Teilungsorganelles, wie unten gezeigt werden wird. Er scheint sich von dem Binnenkörper zu sondern, denn er steht manchmal durch eine feine Substanzbrücke mit ihm in Verbindung, was besonders an guten Hämalaun- oder Delafield-Präparaten zutage tritt. (Nach derartigen Präparaten sind auch die Skizzen im Handwörterbuch der Naturw. gezeichnet.) Eine deutliche Kernmembran ist im allgemeinen nicht ausgeprägt.

Die Geißel ist bei den verschiedenen Arten bekanntlich in wechselndem Ausmaße zu einer undulierenden Membran geworden. Sie endet näher oder ferner dem Hinterende des Tieres in einer ganz schwachen, kolbigen Auftreibung, dem Basalkorn. Das freie Geißelende schneidet stumpf ohne Verdickung oder Verjüngung ab. Kurz hinter, seltener vor dem Geißelkorn (Fig. 27 u. 35) liegt der Blepharoplast = Kinetonucleus (B.-K.). Wie allgemein bekannt, hat derselbe bei *lewisi* die Form eines quergestellten Stäbchens, welches in der Längsrichtung oft aus 2 Teilen zusammengesetzt erscheint; jedenfalls besteht in der Mitte eine schwächer färbbare Zone. Bei *brucei* und *congolense* stellt es ein Körnchen bzw. Kügelchen dar, um seinen eigenen Durchmesser, etwa vom Basalkorn getrennt und mit ihm durch keinerlei Strukturelement verbunden. Dieses Gebilde liegt im Giemsapräparat recht selten, im Hämatoxylinpräparate wie im E.-H. häufiger in einem hellen Hofe vom Durchmesser des Abstandes zwischen Basalkorn und B.-K. Ich weise aber ausdrücklich darauf hin, daß derartige Höfe ganz außerordentlich häufig, um den Ausdruck regelmäßig zu vermeiden, um größere, auch körpereigene Einschlüsse des Zellteiles angetroffen werden, z. B. um das früher „Chromidium“ genannte Gebilde bei *Bodo lacertae*, ohne aber hier in allen Fällen angetroffen zu werden. Es läßt sich schwer ausmachen, inwieweit diese Höfe nicht durch mortale Schrumpfungsvorgänge bedingt sind, von deren außerordentlicher Häufigkeit man sich gerade bei gewissenhaftem Studium der Geißeltiere immer wieder überzeugt. Jedenfalls möchte ich Ausnahmebefunden, die jedoch er-

wähnt sein sollen, keinen Wert beilegen, wo um den B.-K. herum eine metachromatische Zone zu sehen ist, die mit ihm zusammen durchaus wie ein Kern erscheint (Taf. 4, linke Fig.). Das sind so verschwindende Ausnahmen, daß sie bei den tausenden beobachteten Teilungsbildern unser Gesamtbild nicht zu beeinflussen vermögen.

Der B.-K. hat eine ganz außerordentliche Ähnlichkeit mit einem Körper, der bei *Bodo lacertae* angetroffen wird. Es handelt sich um ein quer zur Achse des Körpers gestelltes Paar von „Doppelstäbchen“, deren jedes eine etwas vergrößerte Abbildung des B.-K. von *Tr. lewisi* darstellt (Fig. 41 u. 42). Zuerst hielt ich in der Tat diesen rätselhaften Körper für ein Paar von Stäbchen, welche in der Mitte eine Aufhellung aufweisen, also in der Längsrichtung unterteilt sind. Ich überzeugte mich aber bei der Durchmusterung sehr vieler Präparate, daß wir es hier mit einem Ringgebilde zu tun haben (Fig. 39), durch dessen Mitte ein Wurzelfaden verläuft, welcher dicht unterhalb des Basalkornes der 2 Geißeln zweigespalten beginnend, zu der Kerngegend zieht, um am Anfang des „Chromidiums“ zu enden. Nicht immer ist dieses Ringorganell so konzentriert anzutreffen. Manchmal erschien er als ein regelrechter oben abgeschnittener Kegelmantel, welcher dem Kerne aufsitzt und den Basalfaden umgibt (Fig. 45). Wieder in anderen Fällen wird man zu der Vermutung geführt, daß es sich um einen dichten Plasmazug handelt, welcher spiralig den Basalfaden umwindet (Fig. 44). In diesen Fällen würde man natürlich keineswegs eine Ähnlichkeit mit dem B.-K. herausfinden. Sicherlich stellt die „konzentrierte“ Form kein Kunstgebilde dar. Während der Vorbereitung zur Teilung zieht sich dieser Körper noch mehr zusammen, um sich unabhängig von der Neubildung der Geißeln oder der Lage der Basalkörner der Quere nach durchzuschnüren. Die Teilprodukte stellen zunächst kuglige, später stäbchenförmige Gebilde dar, welche den B.-K.-Körpern in Größe und Form entsprechen und erst mit Herausbildung der vollen Zellgestalt ihre beschriebene eigenartige Entfaltung durchmachen. Die Frage sei nur berührt, ob hier Homologie der Gebilde vorliegt. In einer größeren Arbeit über *Bodo* hoffe ich ihr näher treten zu können. Ins Auge gefaßt muß sie in diesem Falle unbedingt werden, denn in fortgesetzten systematischen Beobachtungen und Zuchten freilebender Flagellaten hat sich mir immer mehr die Überzeugung gefestigt, daß nur auf Grund ganz umfassender vergleichender Betrachtungsweise Klarheit in die verschleierte und rudimentierte (im Sinne der mangelhaften Anlage) Organisation parasitischer Flagellaten gebracht werden kann.

Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß auch das Ergebnis der Züchtung auf die Abstammung des Trypanosomen von Crithidien hinweist, so kann man sagen, daß ursprünglich der B.-K.-Körper wie das Ringorganell hinter dem Basalkorn zwischen diesem und dem Hauptkern zu finden ist.[1]) Es sei hierzu noch bemerkt, daß in Cysten von *Bodo lacertae*, welche experimentell in zwei Stunden zu haben sind, im grünlichen Plasma neben dem sehr verkleinerten Kerne das Ringorganell als kleinster stäbchenförmiger Körper ganz regelmäßig rötlich leuchtend wie die Cystenhülle nachweisbar ist und so zwar, daß jeder, dem dies Bild so vorläge, unter allen Umständen, von den Größenverhältnissen abgesehen, an typische „Dauerzustände" von Trypanosomen usw. gemahnt würde (Taf. 3 Fig. 40).

Auch das „Geißelsäckchen" von Trypanoplasmen und Prowazekien wird dem B.-K. gerne gleichgesetzt. Aber die cytologischen Beweise für diese Ansicht sind noch wenig befriedigend. Zum Beispiel verweise ich auf die Arbeit von Whitmore[2]) über *Prowazekia asiatica.*

Nicht einmal Fig. 8 seiner Tafel ist mit Sicherheit als Teilungsform aufzufassen. Fig. 7 möchte ich nach Durchsicht einer großen Anzahl von Teilungsbildern verwandter Flagellaten für eine irrtümliche Deutung eines zufälligen Befundes halten. Die Beurteilung der Arbeit wird dadurch sehr erschwert, daß die Geißeln mit wenigen Ausnahmen allen Teilungsstadien fehlen. Alexeieff und Minchin haben schon darauf hingewiesen, daß der sog. Kinetonucleus von *Trypanoplasma* und von *Trypanosoma* sich sehr verschieden vorhalten. Seine große klumpige Gestalt erinnert vielmehr an das ähnliche Gebilde, auf welches der Kern von *Bodo* aufgelagert ist, sowie an die „wurstförmigen" Organe anderer Flagellaten. Um es noch einmal klar auszusprechen, ich neige zu der Ansicht, daß möglicherweise das Geißelsäckchen der Trypanoplasmen und Prowazekien identisch ist mit dem sog. „Chromidium" von *Bodo* und dessen Verwandten. Es wird dies nicht aus entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erschlossen, welche ja noch nicht vorliegen, sondern lediglich aus der naiven Vergleichung der Organisationsverhältnisse. Ich bin mir wohl bewußt, daß dies von gewichtigen Kennern für ein grober Irrtum angesprochen werden wird, ich möchte aber auf diese Möglichkeit ausdrücklich verweisen, die sich mir je länger desto mehr als denkbar und sogar wahrscheinlich herausgestellt hat, wenn auch die Entscheidung nur durch entwicklungsgeschichtliche

[1]) Vergl. auch *Leptomonas* und *Herpetomonas*.

[2]) Whitmore, Eugen R. (1911): *Prowazekia asiatica.* Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Arbeiten gebracht werden kann. Die gleiche Parallele drängte sich BUCHNER auf (siehe unten).

Es würden sich demnach in bezug auf die „Parabasalia" in eine Reihe ordnen lassen: *Trichomonas*, *Lophomonas*, die *Bodo*-Gruppe. Zu letzterer würden wir zunächst trotz einiger entgegenstehender Befunde *Bodo*, *Prowazekia* und *Trypanoplasma* setzen, unter Hinweis auf die sehr enge Beziehung zwischen *Trypanoplasma* und *Bodo*, welche vielleicht mit der von *Trichomonas* und *Trichomastix* gleichzusetzen ist.

Ich muß hier bemerken, daß KOFOID und SWEZY (1915) die Feststellung von Parabasalia bei Trichomonaden stark anzweifeln, weil sie dieselben nie beobachten konnten, ganz wie ich trotz eines sicherlich nicht minder großen Materials niemals multiplen Teilungen begegnet bin. Ich konnte diese früher bezweifeln, weil sie nicht vorher einwandsfrei beschrieben waren. Jetzt neige ich der Ansicht zu, daß wir durch die höchst wichtige Feststellung der Autoren vor ein noch ungeklärtes, jedenfalls ganz außerordentlich interessantes Phänomen gestellt sind. Es könnte vielleicht hier die bereits früher von mir geforderte Übergangsstufe zwischen einfachen Trichomonaden und den niedrigsten Hypermastiginen angebahnt sein.[1]) Die Autoren glauben sogar hierin Übergänge zu Metazoen zu sehen. Dann müßten wir allerdings auch die Hypermastiginen logischerweise schon zu den Metazoen zählen, was uns widerstrebt und auch von den Autoren kaum beabsichtigt ist. Ich halte dieses Phänomen besonders deshalb für sehr interessant, weil es in meinem Materiale niemals zur Beobachtung gelangte, also besonderen Bedingungen unterworfen sein könnte, welche bei diesem nicht verwirklicht waren und sich studieren ließen. Das wäre das Interessanteste an der Tatsache. Um auf die Parabasalia der Trichomonaden zurückzukommen, so ist ihre Existenz außer Zweifel. Eine Verwechslung mit der auswachsenden chromatischen Basis ist ganz ausgeschlossen, weil sich diese Gebilde überhaupt nicht ähneln, im Leben in ihrer Lichtbrechung, im gefärbten Zustande in der Art ihres Wachstums und ihres Auftretens durchaus unterschieden sind, ganz abgesehen davon, daß bei zweigeteilten voll ausgebildeten, aber noch nicht getrennten Tieren die Parabasalia dutzendfach zur Beobachtung gelangten (Taf. XII, Fig. 32; Taf. XVI, Fig. 113 u. a. meiner Arbeit). Auffallend ist das geheimnisvolle zeitweise Fehlen des Organs bei *Trichomonas*, *Lophomonas* und angeblich auch bei *Bodo*. Die dem Un-

[1]) KUCZYNSKI (1914): Untersuchungen an Trichomonaden. Arch. f. Protistenkunde B. 33.



kundigen zunächst vielleicht sehr glücklich erscheinende „Vereinfachung“ der Vorstellung durch KOFOID und SWEZY verwirrt meiner Überzeugung nach das schwierige Gebiet nur noch mehr.[2])

Jedenfalls halte ich es für vorteilhaft unter den so gewonnenen Gesichtspunkten nun weiter die Trypanosomen zu behandeln.

Die Teilung erfolgt bald unter Vorausschreiten des Hauptkernes, bald des Geißelapparates, bald teilen sich beide gleichzeitig. Der Beginn der Teilung des Hauptkernes kennzeichnet sich durch das Auftreten des erwähnten Randkörpers bzw. bei überstürzter Teilung durch die hantelförmige Durchschnürung des noch erhaltenen (Fig. 9 u. 17). Die Teilprodukte, welche nur im Giemsa- oder Hämatoxylinpräparat etwas unscharf und von beträchtlicher Größe erscheinen, gleichen durchaus dem, was man gemeinhin Centriole nennt. Sie erscheinen, wie aus meinen sehr genauen Zeichnungen hervorgeht, recht scharf und gegenüber dem Binnenkörper klein. Danach rücken sie an die Pole des Binnenkörpers (Fig. 5, 6, 23). Sie können centrodesmosenartig verbunden sein (Fig. 13 u. 33). Sind sie dort angelangt, so tritt im Giemsa- und Hämatoxylinpräparat in dem spindlig ausgezogenen Binnenkörper eine Äquatorialplatte auf. Ich kann hierfür leider nur Abbildungen aus dem Jahre 1911 geben, welche von der Hand LISBET KRAUSE's stammen und nach SCHILLING gefärbt sind. Es war mir unmöglich, sie unter den jetzigen Umständen durch bessere zu ersetzen (siehe Tafel 4). Abbildung 1a zeigt als fraglos ganz zufälligen und artefiziellen Befund eine Metachromasie am Hinterende des Tieres, welche einen großen zweiten Kern vortäuscht. Im E.-H.-Präparat, welches, was nur zu wenig beachtet wird, mit ganz frisch verdünnter Farblösung (von Klönne und Müller, Berlin, bezogen) und äußerst vorsichtig hergestellt, ein durchaus zuverlässiges, niemals verkleckstes Bild gibt, erscheint die Äquatorialplatte als mehr oder minder intensiv gefärbter Streifen in dem nur selten zart grau gefärbten Kerninnenraum ziemlich frei (Fig. 12—16). Dieser ist nicht nur erhalten, sondern erscheint sogar oft besonders gut abgegrenzt (Fig. 26, 32 u. 33). Dies fiel mir bei *Trypanosoma congolense* und *lewisi* vor allem auf. Selten und nur bei bester Färbung und Differenzierung erscheinen die Äquatorial- und Tochterplatten aus körnigen Elementen zusammengesetzt (bes. Fig. 16). Die Tochterplatten weichen jetzt polwärts, um bald mit den Polen, den Centriolen oder Randkörpern, zu verbacken (Fig. 14, 21, 22, 31, 32).

---

[1]) Anm. bei der Korrektur: Vgl. meine demnächst in diesem Archiv erscheinende Arbeit zur Cytologie der Trichomonaden.



Die weitere Umbildung ist hinlänglich bekannt. Da meine Zeichnungen nicht für eine cytologische Abhandlung bestimmt waren, habe ich diese späten Stadien nicht gezeichnet und konnte sie bei der Niederschrift nicht ergänzen. Jedoch dürfte dies kein empfindlicher Mangel sein. Bei *Tr. equiperdum, equinum* und *congolense* sind die beschriebenen Vorgänge ganz regelmäßig und die Zahl meiner Abbildungen ließe sich beliebig vermehren. Bei *Tr. lewisi* sind gleichfalls die besprochenen Stadien noch relativ leicht und häufig färberisch darstellbar und demgemäß schon beschrieben (Alexeieff) (Fig. 31—33), bei *Tr. brucei* dagegen gewinnt man den Eindruck, daß der Vorgang der Kernteilung so verläuft, wie ihn Kühn und v. Schuckmann geschildert haben. Ich habe aber eine ganze Reihe von Bildern gesehen und einige ältere auf den Tafeln abgebildet, welche dartun, daß die amitotische Durchschnürung doch nur eine verkappte mitotische Kernteilung darstellt (Fig. 21 u. 22). Besonders gelingt es in dem sehr schwer gut zu erlangenden einfachen Delafield- oder Hämalaunpräparat auch bei *Tr. brucei* die Bildung der Äquatorialplatte färberisch nachzuweisen. Auch auf den späteren Stadien, wo schon die Tochterplatten mit den Polen verbacken sind und unter Bildung der bekannten sich verjüngenden Brücke zwischen den Teilprodukten auseinanderweichen, ist manchmal noch die Existenz der Tochterplatten zu erkennen. Dann erscheinen auch die erhaltenen Bilder nicht so regelmäßig wie dies stets auf Grund der Giemsapräparate geschildert wird. Aber im allgemeinen muß man sagen, daß *Tr. brucei* merkwürdig ungeeignet ist zum Studium der feineren Kernvorgänge, daß die Bilder lange nicht so klar sind wie bei den anderen Trypanosomen, ja, daß man bei der Verschwommenheit, bei der relativen Seltenheit der allerdings fraglos vorhandenen überzeugenden Bilder zu dem Standpunkte Kühn's und v. Schuckmann's kommen könnte, die überwiegende Mehrheit der Teilungen als amitotische zu betrachten, hätte uns nicht das Studium der anderen Trypanosomen das Auge geschärft und uns gelehrt, in diesen Schwierigkeiten nur solche der Technik zu sehen. Mit anderen Worten: ich glaube, daß die Teilungsvorgänge bei *Tr. brucei* prinzipiell mit denen seiner Verwandten übereinstimmen, daß nur besondere technische Schwierigkeiten ihre Aufdeckung erschweren. Man kann dies direkt mit als eine artliche morphologische Eigentümlichkeit der Form ansehen.

In bezug auf die Teilung des Geißelapparates haben Kühn und v. Schuckmann sehr sorgfältige Beobachtungen angestellt, welche aber gleichfalls meiner Überzeugung nach nicht in vollem Umfange

zutreffen. In Kürze stellen sich die Verhältnisse nach meiner Erfahrung folgendermaßen dar: Das Basalkorn der Geißel teilt sich (Fig. 3, 4, 5, 35), gleichzeitig zieht sich der B.-K. aus seiner kugligen Gestalt etwas oval-stäbchenförmig aus. Das neue Basalkorn rückt von dem ursprünglichen mit der alten Geißel natürlich im Zusammenhang bleibenden ab. Erst dann sproßt aus dem neuen Basalkorn eine neue Geißel, welche wenigstens in jungen Stadien innerhalb des Protoplasmaleibes etwas verdickt zu enden scheint (Fig. 6, 7, 10, 19, 20). Nach Kühn und v. Schuckmann spaltet sich dagegen die neue Geißel von der alten ab. Ich habe diese jüngsten Stadien der Geißelbildung so vielfältig gesehen und sie auch guten Beobachtern zeigen können, insbesondere hat mein verstorbener Freund Schüssler die abgebildeten Tiere größtenteils am Präparat kontrolliert, daß ich an der Richtigkeit dieser Beobachtung nicht den geringsten Zweifel hege. Ich betone dies, wiewohl ich gar kein so erhebliches Interesse an die Frage geknüpft sehe, ob Geißeln sich spalten oder „auswachsen". Ich glaube, jetzt auch von Trypanosomen Bilder gegeben zu haben, welche überzeugen.

Neuerdings haben ja Kofoid und Swezy auch für Trichomonaden die Entstehung der neuen undulierenden Membran durch Abspaltung von der alten beschrieben. Daß ein und dasselbe Tier 2 undulierende Membranen haben kann, habe ich gleichfalls schon gesehen und Taf. XIII Fig. 58 dargestellt. Gleichfalls habe ich bei *Trichomonas augusta*, nur selten bei *muris* zwei chromatische gewundene Fäden beobachtet und den einen als Verstärkungsfibrille in der einheitlichen undulierenden Membran gedeutet. In 3 Arbeiten wurden anscheinend die gleichen Dinge gesehen und dreimal verschieden gedeutet.

Martin und Robertson neigen mehr zu meiner Auffassung. Ich selbst kann nach sorgfältigster Überlegung nur auf meine früheren Ausführungen verweisen und zunächst sagen, daß ich, so bestechend auch die Abbildungen Kofoid's sind, ihre zwingende Beweiskraft nicht zu erkennen vermag und eigentlich nach wie vor mehr meiner alten Annahme einer Neubildung der undulierenden Membran bzw. des Randfadens wie auch die englischen Autoren zuneige. Ich werde die Frage jedenfalls noch einmal untersuchen [1]) und heute nur ein kürzlich vor Kenntnisnahme der interessanten Mitteilung gezeichnetes Tier des Interesses halber wiedergeben (Fig. 53), welches wundervoll die Verhältnisse der Geißelentstehung

[1]) Vgl. Anm. S. 102.

zeigt und bemerkenswerterweise auf dem Zustande der sich herausbildenden Chromosomen bei völlig geteiltem Basalapparat und ansehnlicher zweiter Costa noch jegliche Andeutung der zweiten undulierenden Membran vermissen läßt, während die bestehende die Scheidung in einen dichten und einen zarten Abschnitt aufweist, an dessen Grenze die Verstärkungsfibrille auftritt, ein Verhalten, wie ich es bei einer großen Anzahl von Fällen regelmäßig angetroffen habe.

Nur die ganz jungen Stadien der Geißelbildung können die Frage erledigen (siehe besonders Fig. 30). Später laufen die undulierenden Membranen, bis sie nahezu ausgewachsen sind, vielfach ineinander, aber die ersten Stadien der Geißel- oder Randfadenbildung haben noch nichts mit der Abhebung eines Plasmasaumes zu tun, sie scheinen noch durchaus innerhalb des Plasmas zu liegen. Das spätere Verhalten wird wohl durch die Gestalt der Trypanosomen bedingt und erscheint sehr verständlich.

Während die neue Geißel auswächst, hat sich, wie erwähnt, der B.-K. in die Länge gezogen und schließlich unter leichter Krümmung Hantelform angenommen (Fig. 8, 11, 19). Die Hantel reißt in der Mitte durch und es stehen meist auf einer schwach gebogenen Linie hintereinander neues Basalkorn — neuer B.-K. — alter B.-K. — altes Basalkorn oder umgekehrt. Dabei können sich täuschend mitoseähnliche Bilder ergeben, denen ich aber keine Beweiskraft zuerkennen kann, weil man dann eigentlich die „Tochterplatten“ vor dem Hantelstadium erwarten müßte, nach Analogie mit den Verhältnissen im Hauptkern (Fig. 23 u. 34 z. B.) Derartige Bilder dürften Rosenbusch und Hindle zu ihrer Deutung des Vorganges als einer Mitose verleitet haben. Ich halte die Bilder durchweg für zufallsgefügt (Fig. 23 u. 28), einige vielleicht direkt als Artefakt; ich gebe ein Bild für *Tr. lewisi* als Beispiel (Fig. 34).

Man müßte sich überhaupt die Frage vorlegen, ob die Beziehungen zwischen den Basalkörnern und den B.-K. notwendig eine so enge ist. Da bietet *Bodo* nun einen sehr interessanten Vergleich dar. Hier zeigt sich nämlich, daß zwar beide Vorgänge parallel gehen, aber nicht direkt miteinander verknüpft sind, dergestalt, daß die Basalkörner noch nahe beieinander liegen können, während das Ringorganell schon weit auseinander gezogen ist (Fig. 47—49). Die Betrachtung der entsprechenden Bilder vermittelt diese Tatsache besser als eine lange Beschreibung. Mit dieser Frage aber ist für viele ein sehr großes theoretisches Interesse verquickt, indem sie nicht nur während der Teilung innige Beziehungen zwischen beiden

annehmen, sondern in der zu Anfang angedeuteten Weise eine Entstehung der Basalkörner wie der aus ihnen hervorgehenden Geißeln aus den zugehörigen kinetischen Organen, den Blepharoplasten, und schließlich dieser aus den Hauptkernen annehmen und für erwiesen halten. Tatsächlich läßt sich die Frage nur entwicklungsgeschichtlich lösen und wir haben bereits darauf hingewiesen, daß gegen die hierauf bezüglichen Angaben Schaudinn's ernste Bedenken geltend gemacht sind. Darum soll die Diskussion hierüber auf einen Zeitpunkt verlegt werden, wo genaueste neue Untersuchungen vorliegen. Aus unserer cytologischen Betrachtung können wir für diesen genetischen Zusammenhang zwischen Basalkorn und B.-K. zunächst keinen direkten Anhaltspunkt gewinnen. Aber als persönliche Überzeugung betone ich die große Wahrscheinlichkeit, die für mich diese letzte (entwicklungsgeschichtliche) Anschauung hat, wenn es auch „blepharoplastlose“ Trypanosomen gibt. Jedenfalls bleibt der Teilungsmodus von der Genese unberührt und umgekehrt.

Ich möchte auch nochmals auf den Befund in Cysten von *Bodo* hinweisen, wo nichts nachzuweisen ist als der Kern und das rudimentierte Ringorganell (Fig. 40), in dem ich ja ein Homologon des B.-K. vermute. Es braucht auch nur an die Binucleaten-Cysten sowie an die Befunde bei *Proteosoma* und *Babesia* erinnert zu werden. Überall findet sich neben dem Kern nur das Rudiment des B.-K. In bestimmten Entwicklungsstadien treten aber Geißeln auf, welche in naher räumlicher Beziehung zu dem B.-K. stehen und immerhin zunächst daher mit diesem in einen gewissen Zusammenhang gebracht werden müssen. Diese Frage wird sich sicher durch weitere Untersuchungen beantworten lassen, wahrscheinlich in dem bezeichneten Sinne. Ganz ähnliches ließe sich vielleicht über die Beziehungen zwischen B.-K. und Kern sagen.

Hartmann hat ja in diesem Sinne die Beziehungen zwischen Kern und Basalapparat in ein sehr einleuchtendes System gebracht, das sich auf die Ableitung eines Organells auf das andere und in letzter Linie auf den Kern gründet. Eine höchst merkwürdige Tatsache ist es, daß der Kern sich bald unabhängig von dem Geißelapparat wie bei *Trypanosoma*, bald in mehr mindergroßer Abhängigkeit von diesem zu teilen scheint. Dies letztere gilt für *Bodo* und auch für *Trichomonas* sowie viele andere Flagellaten.

Bei der Teilung von *Bodo*, welche bisher meines Wissens nirgends ordentlich beschrieben worden ist, nimmt das Vorderende des gewöhnlich bei schwimmenden Formen sehr schlanken Leibes etwas an Volumen zu und rundet sich nach vorne hin ab unter

gleichzeitiger Verkürzung des Hinterleibes (Fig. 47). Hart am Vorderende des Tieres heften sich mittels zweier in dem Periplast eingelassenen Basalkörner die beiden Geißeln an, von denen die eine stärkere nach vorn, die andere zartere nach hinten gerichtet ist (Fig. 43 u. 46). Bei dem in Fig. 46 abgebildeten Tiere betrug die Körperlänge 28 μ, die Vordergeißel maß 80 μ, die Schleppgeißel 30 μ, der Kerndurchmesser 3,25 μ. In einem geringen Abstand von den Basalkörnern beginnt mit zwei Körnchen deutlich aus zwei gablig zusammenlaufenden Fasern der Basalfaden (Fig. 39, 43, 44, 45), welcher zum Beginn des „Chromidiums“ zieht und dort in noch nicht sicher festgestellter Weise endet. Er durchläuft dabei in der beschriebenen Weise vor dem Kern den ringförmigen Körper. Dieser Faden ist zu Beginn der Teilung nicht mehr nachzuweisen. Der Kern rückt etwas mehr in das Vorderende des Tieres, dicht an den stark kontrahierten Ringkörper. Dieser zieht sich hantelförmig auseinander, während sich die Basalkörner teilen (Fig. 47—49). Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß diese Vorgänge in weitgehender Unabhängigkeit voneinander verlaufen. Inzwischen gehen am Hauptkern bestimmte Veränderungen vor sich. Er zeigt in der Ruhe einen wenig differenzierten, körnig wabigen Inhalt mit einem der Kernmembran anliegenden Kernkörperchen (Fig. 38, 45, 46). In der Vorbereitung zur Teilung verschwindet dieses allmählich unter Nachlassen der Färbbarkeit, während sich das Gerüst unter vorübergehendem, leichten Anschwellen des Kernvolumens deutlich aufflockt (Fig. 48 u. 49). In den Verdichtungspunkten bilden sich kleinste kuglige Chromosomen heraus, welche sich allmählich in den Äquator der entstehenden Spindel einordnen (Fig. 50 u. 51). Eine Zahlenangabe möchte ich vorläufig noch vermeiden. Inzwischen sind die Basalkörner mit ihren zum Teil in Neubildung begriffenen Geißeln an die zuerst kugligen, später schon stäbchenförmigen Teilprodukte des Ringkörpers herangetreten und der ganze Komplex begibt sich an entgegengesetzte Enden des Kernes, wo er zur Zeit der Äquatorialplatte anlangt (Fig. 51). Die Basalkörner scheinen nun zu den Polen der deutlichen Spindelfigur zu werden, die sich nach dem nun erfolgenden Schwund der Kernmembran herausbildet (Fig. 52). Die neuen Ringkörper verbleiben in ihrer nächsten Nähe, ohne sich aber am Kernteilungsvorgange zu beteiligen. Die späteren Vorgänge, welche ich zwar beobachtet, aber noch nicht gezeichnet habe, stellen die ursprüngliche Organisation des Tieres unter Auseinanderweichen der Tochterkerne und gleichzeitiger Längsstreckung und Durchquerung des Chromidiums wieder her, sind aber infolge

der meist sehr ungünstigen Anordnung zu dem letzteren schwer im einzelnen zu verfolgen.

Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, in welch interessanter Beziehung die hier beschriebene Organisation von *Bodo* zu dem bekannten Bauplane eines typischen Spermatozoons steht. Hier versprechen genaueste Untersuchungen sehr wertvolle Ergebnisse, sowohl für das Verständnis des Spermatozoons als auch für bestimmte grundlegende Eigenheiten des Flagellatenorganismus. Auch der umgekehrte Weg, durch Züchtung von Spermatozoen wichtige Aufschlüsse für unser Spezialgebiet zu erhalten, wäre denkbar und vielverheißend, ist mir aber trotz mannigfacher Versuche stets mißraten. Buchner[1]) weist auf die Möglichkeit hin, daß der Parabasalapparat der Polymastiginen und von *Bodo* besonders gewachsene Centriolsubstanz darstellte; diese Vermutung erscheint sehr einleuchtend, wenn sie auch diese rätselhaften Gebilde unserem Verständnis nur wenig näher rückt.

Bei *Trichomonas* gewinnt man an besonders günstigen Tieren den Eindruck, daß streng genommen nur die Enden der Centrodesmose an den Kernpolen liegen, während die vier Basalkörner sich etwas abseits halten. Ich gebe eine Abbildung von *Trichomonas augusta*, welche das recht gut erkennen läßt; die Chromosomen, welche sich metaphatisch umgruppieren, sind bei der gewählten Einstellung nicht scharf erkennbar. (Vergl. die erwähnte Arbeit.) Mögen nun hier die Basalkörner die Rollen von Centriolen haben, oder mag diese einem gesonderten Strukturelement zukommen (etwa der „Energide“ der chromatischen Basis), jedenfalls treten bei *Bodo* wie bei *Trichomonas* die Geißelursprünge in deutliche Beziehung zu den Kernteilungsvorgängen. Nicht so bei den Trypanosomen. Hier besitzt der Kern in seinem Inneren ein entsprechendes Organell. Alle Angaben, die sich in der Literatur darüber finden, daß die Blepharoplaste an die Kernpole treten, dürften wohl irrtümlich sein und infolge theoretischer Spekulationen ihre Deutung erfahren haben.

Diese Skizze vermißt sich nicht, die angedeuteten Probleme zu lösen, sie will vielmehr, wenn auch vielleicht durch Irrtümer zu einer besseren Erkenntnis wichtiger Organisationsfragen der Flagellaten hinführen.

Es wird zunächst die Natur des geheimnisvollen Blepharoplast-Kinetonucleus ganz aus dem Spiele gelassen. Jedenfalls spricht der Ablauf seiner Reproduktion weder gegen noch für seine Kernnatur.

---

[1]) Buchner, Paul (1915): Praktikum der Zellenlehre p. 50.



Ein genetischer Zusammenhang mit dem eigentlichen Zellkern erscheint wahrscheinlich. Die Teilung des Kinetonucleus ist eine einfache Durchschnürung, die nur zufällig das Bild einer primitiven Mitose annehmen kann, ohne wohl als solche auch nur mit einiger Sicherheit anzusprechen zu sein.

Es wird vermutet, daß der Blepharoplast-Kinetonucleus außerhalb des Kreises der Ordnung „Binucleata“ gleichfalls angetroffen wird und des besonderen auf das zunächst von mir „Ringkörper“ genannte Gebilde bei *Bodo lacertae* hingewiesen, welches allerdings wesentlich weiter ausgebildet wird; während seine ersten Entwicklungsstadien dagegen einem gutentwickelten B.-K. vieler Trypanosomen, spätere dagegen noch dem von *Trypanosoma lewisi* ähneln. Höchstwahrscheinlich findet er sich noch bei anderen, wenig studierten Geißeltieren und stellt ein noch nicht recht zu erfassendes, aber für die Organisation wichtiges Organ dar. Es mögen ihn zwar mit den Basalkörnern genetische Beziehungen verknüpfen; sind beide entwickelt, so erscheinen sie voneinander relativ unabhängig. Der Kinetonucleus stellt während der Encystierung und in parasitären Rudimentierungszuständen das Element dar, welches sich neben dem Kern lange und am längsten erhält, von dem noch nicht einmal ganz sicher festgestellt ist, ob es ganz verschwindet. Auch dies spricht für seine Bedeutung im Organisationsplane. Aber es gelang, diesen Körper wenigstens für eine Reihe von Generationen im Falle von Trypanosoma durch giftige Reize zu eliminieren! Da gilt es, zu bedenken, daß wir über seine Funktion noch nichts genaues wissen und daß er bei Trypanosoma, wie erwähnt, einen etwas verkümmerten Eindruck macht. Die Frage bleibt offen, ob wir es hier mit einem bei zwangsmäßigen Parasiten zurückgebildeten oder zum Teil umgewandelten Organ zu tun haben, welches in elektiver Weise einmal die Geißeltätigkeit beeinflußt und gelenkt hat. Dann wäre seine Rudimentierung oder funktionelle Umbildung bei Parasiten ohne weiteres verständlich. Seine Wiederherstellung im blepharoplastlosen Stamme wäre als eine Regulation aufzufassen, welche als Regeneration zu bezeichnen wäre. Es ließen sich natürlich auch noch andere Funktionen für diesen Körper denken. Es sei nur auf die in seiner Nähe auftretenden Vakuolen verwiesen. Aber wir wollen uns nicht in uferlosen Spekulationen verlieren. Es ist schon viel, daß wir wissen, dieses Organ ist ein Dauerorgan der Zelle. Es kann verschwinden, ohne den Zelltod zur Folge zu haben. Es kann fehlen, ohne daß sich ein Trypanosoma in seinem grob zu unterscheidenden Verhalten ändert, und unterscheidet sich eben hier-

durch fundamental von dem Hauptkern, der eben doch an der Spitze der ganzen Organisation steht und nicht ohne baldigen sicheren Zelltod verschwinden kann. Damit ist aber dargetan, daß Kern und Blepharoplast nicht gleichwertige Organe sind. Es wäre auch äußerst merkwürdig, wenn ausgesprochen bei Blutparasiten ein besonderes Organ für die Zwecke der Lokomotion ausgebildet sein sollte, wo doch von diesen Organismen zu ihrer Erhaltung recht geringe lokomotorische Fähigkeiten verlangt werden im Vergleiche zu freilebenden, räuberisch sich ernährenden Flagellaten. Hier also müssen wir dieses Organ besonders suchen und müssen es finden.

Sollen wir nun ein solches Gebilde Kern nennen? Ich glaube, daß dieser Ausdruck für ein fest vererbbares Organell mindestens mit gleichem Rechte anzuwenden ist, als etwa Blepharoplast. Denn was immer es darstellen mag, mit der angegebenen entwicklungsgeschichtlichen Beziehung zur Geißel kann seine Bedeutung nicht erschöpft sein, denn es würde sonst direkt in der Geißelbildung aufgehen. Dieser Ausdruck aber beschränkt, wenn man nicht näher nachdenkt, seine uns noch unbekannten Funktionen ganz ungebührlich, während Kinetonucleus im Sinne unserer Vermutung ganz vorzüglich passen würde. Irgendeine „Kernnatur“ muß ihm aber zukommen.

Mit ersichtlichem Rechte ist dagegen das Basalkorn als Blepharoplast bezeichnet worden. Ich lehne aber diesen Ausdruck ab, um nicht zu weiteren Mißverständnissen Beihilfe zu leisten. Noch weniger möchte ich, wie dies mehrfach geschehen ist, der Gesamtheit der Basalkörner der Geißeln, etwa bei *Trichomonas*, diesen Namen beilegen.

Ich schlage vor, unter möglichster Vermeidung unnützer Neuerungen zu sprechen vom Granulum basale dem Basalkorn, dem Corpus basale oder der Gruppe der Basalkörner gleich Basalkörper und schließlich dem Kinetonucleus oder Geißelkern, der in unserer Arbeit vorher als B.-K. bezeichnet worden ist und dem Ringkörper von *Bodo* gleichgesetzt wird.

Diesen Gebilden gesellt sich scheinbar als ganz unabhängiges, aber auch möglicherweise fehlend und von recht unklarer Bedeutung, das Corpus parabasicum, der Parabasalkörper, an. Er ist vom Kinetonucleus morphologisch gründlich unterschieden, von anderer Lichtbrechung, viel klumpiger und zu exzessivem Wachstum neigend. Hier möchten wir das Chromidium von *Bodo*, vielleicht (?) den sog. Kinetonucleus von *Trypanoplasma*, den von *Prowazekia* sowie die beschriebenen Parabasalkörper der Polymastiginen und Hyper-

mastiginen und vielleicht noch andere Gebilde unterbringen, welche insgesamt noch nicht genügend durchforscht sind.[1]) Möglicherweise weist wirklich der Glykogennachweis auf Stoffspeicherung und nutritive Funktion hin, wie zuerst JANICKI behauptet hat, haben wir doch bei einfachen Ciliaten durch METALNIKOFF u. a. ganz komplizierte Wege des Nahrungsaufschlusses kennen gelernt, so daß uns die Existenz eines „Leberhörnchens“ im Protozoon nicht als Absurdum erscheinen kann, aber auch das sind nur Vermutungen.[2]) Einige der aufgeworfenen Fragen, welche auch für die allgemeine Lehre vom Parasitismus von höchstem Interesse sind, hoffte ich durch Experimente der Lösung zuzuführen, welchen der Ausbruch des Krieges im glücklichsten Verlaufe ein Ende setzte.

Jüterbog, am 29. Juli 1916.

Tafelerklärung.

Tafel 3.

Fig. 1—17. *Trypanosoma equiperdum* DOFLEIN. 1/16". Fluorid LEITZ. Komp.-Ok. 12.

Fig. 1. Seltener Kernbefund im feuchtfixierten Präparate mit Körnelungen im Kernraum.

Fig. 2. Randkörper geteilt.

Fig. 3 u. 4. Basalkorn geteilt. Ein Randkörper im Kernraum mit dem Binnenkörper verbunden.

Fig. 9. Teilung des Randkörpers.

Fig. 8—11 zeigen die Durchschnürung des Kinetonucleus.

Fig. 12—16. Kernmitosen. Man beachte die Unabhängigkeit von Kern und Geißelteilung.

Fig. 17—24. *Trypanosoma brucei* PLIMMER und BRADFORD. 1/16". Komp.-Ok. 12.

Fig. 19 u. 20. Entstehung der neuen Geißel, Durchschnürung des Kinetonucleus.

Fig. 21 u. 22. Mitosen (vgl. Textfig. A).

Fig. 24. Häufiges Endstadium der Teilung des Kinetonucleus und des Geißelapparates, eine Mitose vorspiegelnd (vgl. Bilder von HINDLE).

Fig. 26 u. 27. *Trypanosoma congolense* BRODEN. ZEISS Apochr. 2 mm 1,4 N. A. Komp.-Ok. 12.

---

[1]) Vgl. Taf. 3, Fig. 36 u. 37, welche den Parabasalapparat einer freilebenden Flagellate *Bodo* spec. (?) zeigen.

[2]) Mit seiner fraglichen Funktion hat seine mögliche abgeleitete Centriolennatur nichts zu tun, da leider noch unsere Begriffe vom Centriol jeder physiologischen Grundlage entbehren. Jedenfalls erscheint es aussichtsvoller vom Protozoon ausgehend die Organisation des Spermiums zu erfassen als umgekehrt. Auf die ähnlichen als Dotterkern beschriebenen Gebilde tierischer Eizellen (vgl. besonders HOLMS) soll hier nur hingewiesen werden.

Fig. 26. Kernspindel.

Fig. 27—35. *Trypanosoma lewisi* Kent. Gemalt von Lisbeth Krause.

Fig. 27. Man beachte das Verhalten der Geißel, des Basalkornes und des Kinetonucleus. Zeichnung von 1911.

Fig. 28—30 u. 35. Entstehung der neuen Geißel.

Fig. 31—33. Hauptkernmitose.

Fig. 34. Einer Mitose sehr ähnelndes Bild von der Teilung des Kinetonucleus, entspricht den Bildern von Hindle. Vgl. auch Fig. 28.

Fig. 36 u. 37. Freilebender Flagellat aus Erde gezüchtet *Bodo* spec. (?). In Nährlösung rein gezüchtet; zeigt ein als Parabasale gedeutetes körbchenartiges Organell unterhalb des Kernes.

Fig. 38—52. *Prowazekella* Alexeieff (*Heteromita* Grassi syn. *Bodo*) *lacertae*. Zeiss Apochr. 2 mm 1,4 N. A. Komp.-Ok. 12.

Fig. 38—39 u. 41—42. Vegetative Formen, den Kinetonucleus (Ringkörper) in konzentrierter Form zeigend. Die Ringnatur desselben ist deutlich. Der Basalfaden kann durch ihn verfolgt werden. Die Geißeln mußten zum Teil abgeschnitten gezeichnet werden, damit die Tiere auf der Tafel Platz finden konnten.

Fig. 40. Cyste von *Bodo* $1^3/_4$ Stunden alt, lebend. Plasma grünlich. Kern, Ringkörper-Kinetonucleus und Cystenhülle rötlich schimmernd.

Fig. 43—45. Zeigt Umwandlungen des Ringkörpers, in Fig. 44 erscheint derselbe annähernd spiralig um den Basalfaden, in Fig. 45 kappenartig dem Kern aufsitzend.

Fig. 46. Ein gestrecktes, in allen Maßen ausgezeichnetes Tier. Länge des Körpers 28 μ, der Vordergeißel 80 μ, der Schleppgeißel 30 μ, Kerndurchmesser 3,25 μ.

Fig. 47. Durchschnürung des Ringkörpers mit ungeteiltem Geißelapparat. Kern!

Fig. 48. „Kinetonucleushantel". Basalkörner geteilt mit je einer neu gebildeten Geißel. Die Körner stehen quer zur Achse der Kinetonucleushantel. Kern!

Fig. 49. Durchschnürung eben vollendet. Kern. Zunehmende Streckung des Parabasale („Chromidium").

Fig. 50. Auftreten des Chromosomen im Kern. Geißelapparat auf dem Wege zu den Kernpolen.

Fig. 51. Bildung der Äquatorialplatte.

Fig. 52. Spindelfigur. Man beachte das Fehlen der Kernmembran sowie die Polstellung der Basalkörner.

Fig. 53. *Trichomonas augusta* Alexeieff. Zeiss Apochr. 2 mm 1,4 N. A. Komp.-Ok. 12., Geißelapparat geteilt. Chromosomen in Metaphase undeutlich. Polar liegen nur die Enden der chrom. Basis bzw. der Centrodesmose. Die Basalkörner etwas abseits. Die neuen Geißeln sprossen hervor. Alte chromatische Basis mit undulierender Membran. Die neue noch ohne die ihre!

Tafel 4 (obere Hälfte).

Trypanosoma brucei. Zeiss Apochr. 2 mm 1,3 n. Ap. Komp.-Ok. 12.

Linke Figur. Im Hauptkern zweigeteilter Randkörper. Eigentümlich metachromatische Zone um den Kinetonucleus (abnormer oder artefakter Befund).

Mittlere Figur. Im Hauptkern Spindelbildung.

Rechte Figur. Tochterplatten. Geißeln entfärbt, aber 2 Kinetonuclei deutlich erkennbar.



Über die Schizogonie von *Schizotrypanum cruzi.*

Von
Max Hartmann.

(Hierzu Tafel 4 [untere Hälfte] und 2 Textfiguren.)

In einer früheren Mitteilung hatte ich (1910) eine große Art der Schizogonie von *Schizotrypanum cruzi* aus der Lunge von Meerschweinchen beschrieben, die ich in mir überlassenen Präparaten meines Freundes Chagas gefunden hatte. Ich hatte angegeben, daß das Trypanosom sich im geißellosen Zustand meist intrazellulär in Endothelzellen, aber auch interzellulär multipel teile, und daß daraus große Haufen leihsmaniaartiger Parasiten entstehen. Diese Angabe haben kurz darauf Chagas (1911) und Vianna (1911) für den Menschen bestätigt, wo sie vor allem in der Herzmuskulatur und im Zentralnervensystem solche Stadien fanden. Weiterhin haben M. Mayer u. Rocha-Lima (1912 u. 1914) eingehend diese intrazellulären „Schizogonien" bei verschiedenen Wirbeltieren in verschiedenen Organen eingehend untersucht und halten sie für den einzigen Vermehrungsmodus von *Schizotrypanum cruzi* im Wirbeltierkörper. Alle diese Autoren bildeten nur die leihsmania- und crithidiaartigen Endstadien dieser Vermehrung ab und M. Mayer u. Rocha-Lima sind der Meinung, daß die „Schizogonie"haufen nur durch fortgesetzte Zweiteilung der kleinen abgerundeten geißellosen Parasiten zustande kämen. Das Vorkommen solcher Zweiteilungen bewiesen sie durch gute Abbildungen.

Träfe diese Ansicht zu, dann läge aber keine Schizogonie (Zerfallteilung), sondern nur eine fortgesetzte Zweiteilung vor. Ich hatte dagegen schon in der früheren Mitteilung diese Vermehrung als eine echte Schizogonie beschrieben, bei der große vielkernige Zellen entstehen (etwa wie bei *Trypanosoma lewisi*, nur ohne Geißeln), die erst am Ende des Wachstums und der Kernvermehrung in kleine

leihsmaniaartige Zellen zerfallen. Allerdings hatte auch ich meiner damaligen Notiz nur eine Abbildung des Endstadiums beigegeben.

Anläßlich der Bearbeitung unseres Lehrbuches (HARTMANN u. SCHILLING 1917) habe ich nun die alten Präparate nochmals genau durchstudiert und meine frühere Angabe bestätigen und erweitern können. Zum Beweise gebe ich hier auf Taf. 4 einige farbige Abbildungen nach GIEMSA-Präparaten. Fig. 1 zeigt ein freies noch einkerniges Stadium, das nach Abwerfen der Geißeln durch Zusammenbiegung und Verschmelzung der Enden aus den freien Flagellaten entsteht, wie das schon CHAGAS richtig beschrieben hat. Diese Formen wachsen heran unter Vermehrung der Kerne und Blepharoplasten und ent-



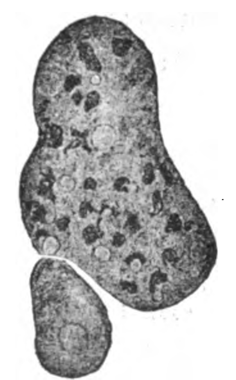
Textfig. A. *Theileria parva* THEILER. a—d Schizogonie, a junger einkerniger Schizont, b freier kugeliger Schizont, c desgl. innerhalb einer Endothelzelle, d Schizogonie, e u. f letzte Schizogonie mit kleinen kompakten Kernen, die die Gametocyten liefern. Vergr. ca. 2600. Nach GONDER 1911.

halten schließlich eine größere Anzahl von Kernen und Blepharoplasten (Fig. 2 u. 3). Die Zerfallteilung kann dann auf früherem oder späterem Wachstumsstadium stattfinden. Auf jeden Fall liegt eine echte Schizogonie, eine Zerfallsteilung einer vielkernig gewordenen (polyenergiden) Zelle vor. Wie schon erwähnt, spielen sich diese Schizogonien sowohl intrazellulär in den meist stark hypertrophierten Endothelzellen als auch frei in den Kapillaren der Meerschweinchenlunge ab.

Bei der erneuten Durchsicht der Präparate fand ich nun noch

Schizogonieformen, die keine Blepharoplasten besaßen und dadurch von besonderem Interesse sind (Fig. 4 u. 5). Daß diese Formen zu *Schizotrypanum cruzi* gehören und nicht etwa zur sog. *Pneumocystis*, geht daraus hervor, daß sie vollständig bis auf das Fehlen des Blepharoplasten mit den oben beschriebenen Formen übereinstimmten, und daß in den Präparaten von den betreffenden Meerschweinchen überhaupt keine *Pneumocystis*-Infektion gefunden wurde.

Die blepharoplastlosen Schizonten sind nun in keiner Weise von Schizogoniestadien mancher endoglobulärer Blutprotozoen zu unterscheiden, die meist als Hämosporidien bezeichnet werden. Besonders von *Theileria parva*, dem Küstenfieberparasiten, kommen ganz die gleichen intrazellulären, wie freien Schizogonien vor (Textfig. A). Auch von *Haemoproteus* sind dieselben bekannt. Doflein (1916) behauptet nun in der Neuauflage seines Lehrbuches, die bekannte Schaudinn'sche Auffassung von *Haemoproteus* und *Leucocytozoon* als rückgebildeter Trypanosomen (infolge intrazellulärer Lebensweise) sei durch neuere Befunde vollständig widerlegt und damit auch die von mir für die Systematik der Trypanosomen und Hämosporidien gezogenen Folgerungen, die Aufstellung und Begründung der Ordnung „Binucleaten“ hinfällig.[1]) Als Beweis führt er hauptsächlich unveröffentlichte Untersuchungen von v. Wasielewski u. Wülker über die Schizogonie von *Haemoproteus tinunculi* an. Ich gebe hier als Textfig. B die betreffende Abbildung aus Doflein's Lehrbuch wieder. Ein Vergleich mit den Fig. 4 u. 5 der Tafel zeigt, daß diese Schizogonie von *Haemoproteus tinunculi* von der von *Schizotrypanum cruzi*, einem typischen Trypanosom, nicht zu unterscheiden ist. Danach mag jeder Leser selbst beurteilen, wie es um die Sicherheit der Doflein'schen Widerlegung der Binucleatennatur von *Haemoproteus* (sowie der anderen typischen Hämosporidien) bestellt ist. Im übrigen sei über diesen Punkt auf das Kapitel „Morphologie und Entwicklung



Textfig. B. Schizont von *Haemoproteus tinunculi* v. Wasielewski u. Wülker. Vergr. ca. 2000. Nach unveröffentlichten Untersuchungen von v. Wasielewski u. Wülker aus Doflein 1916.

[1]) Auf die unsachliche, persönliche Herabsetzung von Schaudinn und mir, die Doflein sogar in der Vorrede der Neuauflage seines Buches im Anschluß an diese systematisch-phylogenetische Streitfrage der Protozoologie anzubringen für gut befunden hat, einzugehen, halte ich für überflüssig.

der Binucleaten“ unseres Lehrbuches (Hartmann u. Schilling 1917, p. 173 u. f.) verwiesen, in dem das Für und Wider der gegenteiligen Ansichten kritisch abgewogen ist.

Sollte künftig der Beweis der Zugehörigkeit der typischen Hämosporidien (Hämoprotiden, Leucocytozoiden und Plasmodiden) zu den Coccidien mit derselben Sicherheit erbracht werden, wie dies für die Hämogregarinen vor allem durch die Untersuchungen von Reichenow geschehen ist, so würde ich natürlich sofort die Auffassung von Schaudinn und mir uafgeben, wie ich das ja für die Hämogregarinen gleichzeitig und unabhängig von Reichenow auf Grund eigener Untersuchungen von Chagas und mir schon getan habe. Bei dem heutigen Stand der Frage scheint mir jedoch der Binucleatenauffassung immer noch die größere Wahrscheinlichkeit zuzukommen als der Coccidienauffassung.

Dahlem bei Berlin, November 1916.

Literaturverzeichnis.

Chagas, Carlos (1909): Über eine neue Trypanomiasis des Menschen. Mem. Inst. Osw. Cruz. Bd. 1 p. 159.

— (1911): Ein neuentdeckter Krankheitsprozeß des Menschen. Ibid. Bd. 3 p. 219.

Doflein, Fr. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena.

Hartmann, M. (1910): Notiz über eine weitere Art der Schizogonie von *Schizotrypanum cruzi*. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 276.

— u. Schilling, Claus (1917): Die pathogenen Protozoen, zugleich eine Einführung in die allgemeine Protozoenkunde. Berlin, Verlag Springer.

Mayer, Martin u. Rocha-Lima (1912): Zur Entwicklung von *Schizotrypanum cruzi* in Säugetieren. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene Bd. 16 p. 361.

— — (1914): Zum Verhalten von *Schizotrypanum cruzi* in Warmblütern und Arthropoden. Ibid. Bd. 18 Beih. 5 p. 101.

Vianna, Gaspar (1911): Beiträge zum Studium der pathologischen Anatomie der Krankheit von Carlos Chagas. Mem. Inst. Osw. Cruz. Bd. 3 p. 361.

Tafelerklärung.

Tafel 4 (untere Hälfte).

Schizonten von *Schizotrypanum cruzi* aus der Lunge eines Meerschweinchens. Giemsa-Präparat. Gezeichnet bei Obj. 2 mm, Oc. 12 mit dem Abbé'schen Zeichenapparat. Vergr. ca. 1950fach.

Fig. 1. Junger Schizont mit einem Kern und einem Blepharoplasten.
Fig. 2. Kleiner freier Schizont mit vier Doppelkernen.
Fig. 3. Großer intrazellulärer Schizont mit Blepharoplast.
Fig. 4. Mittlerer freier Schizont ohne Blepharoplaste.
Fig. 5. Großer freier Schizont ohne Blepharoplaste.



Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien.

I. Über die Teilung von *Scytomonas pusilla* Stein.

Aus dem Nachlaß von **Hermann Schüssler** †
herausgegeben von Max Hartmann.

(Hierzu Tafel 5 und 1 Textfigur.)

In den Jahren 1910—12 hatte Hermann Schüssler im Protozoenlaboratorium des Instituts für Infektionskrankheiten „Robert Koch" in Berlin eine Reihe von Untersuchungen über die Kernteilung und Entwicklung verschiedener Protozoenarten durchgeführt, worüber er selbst bisher nur eine vorläufige Mitteilung über *Chlamydophris schaudinni* n. sp. veröffentlicht hatte. Obwohl diese Untersuchungen bereits im Herbst 1912 ziemlich abgeschlossen waren, haben sich aus äußeren Gründen die Niederschrift und die Veröffentlichung der z. T. recht interessanten Ergebnisse bis jetzt verzögert, und gerade als der junge Forscher endlich einen Teil derselben zu einer Dissertation zusammenstellen wollte, ist er als Opfer seines Berufes aus dem Leben gerissen worden.

Die Hauptobjekte, die Schüssler untersucht hatte, waren verschiedene Vertreter der Thecamöbengattung *Chlamydophris* und das Infusor *Colpoda*. Daneben hatte er noch eine neue Limaxamöbe und das Flagellat *Scytomonas pusilla* Stein studiert. Alle Formen waren auf Agarplatten als reine Protozoenkulturen zusammen mit Bakterien von ihm gezüchtet worden. Die folgende Arbeit berichtet über die letztgenannte Form; die Tafel hatte Schüssler selbst schon zusammengestellt, doch fanden sich keine weiteren Notizen darüber

im Nachlaß. Soweit es sich ermöglichen läßt, sollen auch die Ergebnisse der anderen von ihm in erster Linie studierten Formen nach und nach zur Veröffentlichung gelangen.

Über die Kernteilung von *Scytomonas*, einer primitiven Euglenoideengattung, liegen in der Literatur bisher 3 Angaben vor, eine von Dobell 1908, eine von Berliner 1909 und eine von Alexeieff 1911. Nach Dobell soll der Kern ein einfacher Caryosomkern sein und seine Teilung sich als Amitose darstellen, indem der Binnenkörper einfach sich hantelförmig durchschnüre. Berliner hat dagegen in dem sich spindelförmig streckenden Caryosom eine chromatische Äquatorialplatte, die sich in Tochterplatten spaltet, nachgewiesen, sowie an den Spindelpolen gelegene Körnchen beobachtet, „die als Centriolen zu bezeichnen wären". Außerdem stellte er einen wohlentwickelten Außenkern fest, dessen färbbares Material sich bei der Teilung polkappenförmig an den Spindelpolen ansammelt. Alexeieff endlich bestätigte zwar die Angaben Berliner's bezüglich des Außenkernes und seiner Beteiligung bei der Kernteilung (Pseudopolkörper), nicht aber die über die Mitose des Caryosoms, das er gleich Dobell hantelförmig sich durchschnüren läßt.

Da die Befunde und Angaben Berliner's gerade in ihren wichtigsten Teilen nicht bestätigt und verschiedentlich in Zweifel gezogen wurden, da ferner auch bezüglich der Geißelinsertion und des Basalapparates bei der Teilung Differenzen zwischen den Angaben von Berliner und Dobell bestehen, hatte Herr Schüssler das Flagellat einer nochmaligen gründlichen Untersuchung unterzogen, als es gelegentlich in einer Kultur auftrat. Es wurde von Schüssler isoliert von anderen Protozoen längere Zeit auf Agarplatten nach Art der Limaxamöben gezüchtet. Die Herstellung der Präparate geschah in der üblichen Weise. Die Präparate wurden mit Sublimat-Alkohol nach Schaudinn oder mit Flemming'scher Flüssigkeit fixiert und verschieden gefärbt. Außer Hämatoxylin nach Heidenhain lieferte vor allem Metylgrün-Fuchsin vorzügliche Präparate. Es sei mit allem Nachdruck darauf hingewiesen, daß mit dieser Doppelfärbung alle an Eisenhämatoxylinpräparaten gewonnenen Befunde vollkommen bestätigt werden konnten.[1])

[1]) Der neuerdings besonders von Doflein bei allen ihm nicht passenden Angaben anderer Autoren (speziell meiner Schule) der „trügerischen Eisenhämatoxylinmethode" wegen erhobene Vorwurf der schlechten Präparate ist hier also durchaus ungerechtfertigt. Die Eisenhämatoxylinfärbung liefert vielmehr, wenn sie

Zunächst muß noch Einiges über die untersuchte Art und deren Benennung bemerkt werden. DOBELL hatte seine Form als der von STEIN beschriebenen *Scytomonas pusilla* sehr ähnlich, eventuell sogar identisch erkannt, sie aber doch der ungenügenden Charakterisierung wegen als neue Art und Gattung, *Copromonas subtilis* bezeichnen zu müssen geglaubt. BERLINER ist ihm in der Bezeichnung der Gattung gefolgt, hatte jedoch für die von ihm untersuchte Form eine 2. neue Art errichtet (*Copr. major*), weil seine Befunde cytologisch in manchen Punkten erheblich von denen DOBELL's abwichen. In Übereinstimmung mit ALEXEIEFF sind wir der Meinung, daß kein zwingender Grund vorliegt, die untersuchte Form nicht für identisch mit der STEIN'schen *Scytomonas pusilla* anzusprechen. Die Abweichungen der Angaben DOBELL's (speziell bezüglich des fehlenden Außenchromatins) können auf ungenügender Färbung resp. Differenzierung der Eisenhämatoxylinpräparate beruhen. Sollte das nicht der Fall sein, dann müßte für sie der Name *Scytomonas subtilis* bleiben.

Bezüglich der Organisation der vegetativen Form, der Zellteilung und Befruchtung sei auf die Darstellungen von DOBELL und BERLINER verwiesen, die bestätigt wurden. Hinsichtlich der Geißelinsertion und Geißelneubildung konnte festgestellt werden, daß die Angaben DOBELL's zu Recht bestehen, während die teilweise abweichende Auffassung BERLINER's wohl auf einer Täuschung beruhte. Die e i n e Geißel entspringt bei den vegetativen Formen, wie beide Autoren übereinstimmend angegeben haben, von einem Basalkorn, das kurz hinter dem Vorderende gelegen ist (Fig. 1). Manchmal findet es sich samt seiner Geißel ziemlich weit nach rückwärts (Fig. 5, 19), oft bis hinter den Kern verlagert (Fig. 10). Solche Formen hat auch BERLINER beobachtet und in seinen Fig. 5, 8 und vor allem 9 abgebildet. Sie haben ihn zu der noch zu erwähnenden falschen Auffassung über die Entstehung der Geißeln nach der Teilung geführt. Bei DOBELL findet sich keine Erwähnung dieser Bilder.

Beide Autoren hatten angegeben, daß die alte Geißel bei der Teilung eingeschmolzen werde. Das scheint jedoch nach vielen der hier vorliegenden Abbildungen zu schließen nicht immer der Fall zu sein, da oft auf späten Teilungsstadien die alte Geißel erhalten ist. Das Basalkorn bleibt jedenfalls immer erhalten und vermehrt sich, wie DOBELL richtig beobachtet hatte, durch Zweiteilung (Fig. 3,

---

durch andere Methoden ergänzt und kontrolliert wird, die schärfsten Bilder und ist vorderhand unersetzlich. Überhaupt ist eine derartige billige Kritik, zumal wenn der Kritiker die betreffenden Präparate nicht selbst gesehen hat, durchaus ungehörig und leichtfertig.



6, 19) und von den beiden Tochterbasalkörnern aus werden dann die neuen Geißeln gebildet. Blieb die alte Geißel erhalten, dann geschieht dies nur von dem geißellosen Basalkorn aus (Fig. 20).

Berliner hatte im Gegensatz zu der hier bestätigten Darstellung Dobell's angenommen, daß mit der alten Geißel auch das alte Basalkorn eingeschmolzen werde, daß die neuen Geißeln von den Centriolen der Kernspindel aus hervorwachsen und die Basalkörner durch sekundäre Teilung der Centriole entstehen. Er wurde zu dieser Auffassung durch seine Fig. 5 und 8—10 geführt. Es scheint uns aber sicher, daß die betreffenden Fibrillen in den Fig. 5 und 8 nur zufällig auf oder unter den Spindelpolen liegen und daß der Zusammenhang der Geißeln mit den Centren hier durch die oben erwähnten Stadien vorgetäuscht ist, in denen die Basalkörner mit ihren Geißeln nach rückwärts gerückt sind.

Während somit bezüglich der Geißelbildung die Darstellung Dobell's vollkommen bestätigt werden konnte, haben sich dagegen hinsichtlich der Kernteilung die Angaben Berliner's als zutreffend erwiesen. Wie schon erwähnt hat Dobell weder im Ruhekern noch bei der Kernteilung Außenchromatin beschrieben. Auch Berliner hat es nicht mit dem gewöhnlichen Eisenhämatoxylinverfahren nach Heidenhain darstellen können, wohl aber sehr deutlich mit der abgekürzten Rosenbusch-Methode.[1] Die Angabe über die schwere Sichtbarmachung durch die Heidenhain-Methode konnte wieder bestätigt werden. Sehr gut ließ es sich dagegen mit Metylgrün-Fuchsin färben, wobei es einen grünen Farbton annahm (Fig. 16). Alexeieff, der es ebenfalls deutlich abbildet, hat keine Angaben über seine Färbungen gemacht. Da jedoch Berliner, Alexeieff und Schüssler hier in übereinstimmender Weise mit verschiedenen Methoden das Außenchromatin nachgewiesen haben, andererseits seine schwere Färbbarkeit mit dem Heidenhain-Verfahren von Berliner und Schüssler festgestellt wurde, ist es am wahrscheinlichsten, daß Dobell, der nur mit dieser Methode gearbeitet hat, es bei seiner Form übersehen hat, wie das ja bei vielen Limax-Amöben früher vielfach geschah (Hartmann, Nägler, Dobell u. a.).

---

[1]) Diese „Schnellmethode", die nach Doflein (1916) bei der Hartmann'schen Schule „manche trügerische Deutung der Objekte von vornherein verschuldet" hat, leistet bei diesem Objekt also mehr als die andere E.H.-Methode. Daß auch bei Trypanosomen, dem einzigen 2. Fall, in dem die Methode von der Schule Hartmann's angewandt wurde, die damit erzielten Bilder vollkommen richtig gedeutet sind, wird demnächst in einer Arbeit in diesem Archiv von Hartmann u. Nöller eingehend gezeigt werden.

Auch die Angaben DOBELL's über die rein amitotische, hantelförmige Teilung des Caryosoms sind durch die Art seiner Färbung bedingt. Bei stärker gefärbten Eisenhämatoxylinpräparaten erscheinen seine Angaben ohne weiteres zutreffend, wie ein Blick auf die hier wiedergegebenen Fig. 1—9 und 12, 13 zeigt. Differenziert man jedoch weiter oder wendet man Doppelfärbungen an, dann können in dem sonst schwarzen, kompakten, sich teilenden Caryosom eine Reihe feinerer Einzelheiten beobachtet werden. Schon auf dem Stadium der ersten Streckung des Caryosoms erkennt man eine Aufhellung im Innern (die auch DOBELL teilweise beobachtet und abgebildet hat) und die Bildung einer Äquatorialplatte (Fig. 2 und 15). Wenn das Caryosom dann spindelförmig geworden ist (entsprechend dem Stadium der Fig. 3), finden sich in den entsprechend differenzierten und gefärbten Präparaten deutliche Tochterplatten, die aus einzelnen verbackenen Körnern zu bestehen scheinen, mit Centren an den Polen (Fig. 14 und 23). Das Außenkernmaterial ist in so differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten nur ausnahmsweise und dann schwer erkennbar, auch die Kernmembran nicht mehr deutlich. Im weiteren Verlauf der Teilung wird dann die Caryosomspindel an den Polen wieder breiter (abgerundet, Fig. 9) und die Differenzierung eines Centriols an dem verbreiterten Pol gelingt nur noch selten (Fig. 22 und 24). Das Außenkernmaterial der Pseudopolkappen scheint in diesen Stadien mit den eigentlichen Spindelpolen zusammenzubacken und sich etwas zu vermischen.

Die Tochterplatten rücken nun unter Streckung der Spindel weiter auseinander (Fig. 18 und 19) und die Spindel schnürt sich hantelförmig durch (Fig. 20, 24). Wie bei den Vahlkampfien hält auf diesen Telophasen der sich durchschnürende Spindelteil die Farbe stärker fest und bildet einen sogenannten Zwischenkörper, der nach den Polen zu sich von den Tochterplatten oft noch deutlich absetzt (Fig. 20). Solche Bilder gleichen dann äußerlich vollkommen den Telophasen jener Amöben, wie sie von v. WASIELEWSKI und KÜHN (1914) sowie JOLLOS (1917) neuerdings genau beschrieben sind. Die Genese und Herkunft der einzelnen Komponenten ist aber eine völlig verschiedene. Denn einmal stellen die breiten, sog. (Pseudo-)Polkappen hier bei *Scytomonas* ausschließlich Außenkernmaterial dar, während sie bei Vahlkampfien aus dem Material des Caryosoms stammen, und dann geht umgekehrt bei *Scytomonas* die generative Komponente, die Chromosomenplatte, aus Caryosommaterial hervor, während sie bei *Vahlkampfia* vom Material des Außenkerns geliefert

wird. Diese Beispiele zeigen klar, wie eine rein vergleichend-morphologische Betrachtung zu völlig falschen Schlüssen über die Homologie der einzelnen Komponenten bei Protistenkernteilungen führen kann [1]) und daß hier nur die rein morphogenetische Analyse zur richtigen Auffassung führt.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen über die Kernteilung von *Scytomonas* bestätigen und ergänzen somit in vollem Umfang die Angaben von Berliner. Nach den hier gegebenen Abbildungen kann vor allem das Vorhandensein der Caryosommitose sowie die Herkunft der generativen Komponente derselben aus dem Caryosommaterial selbst wohl nicht mehr bezweifelt werden. Das Verhalten des Außenkernmaterials während der Kernteilung, das sich, wie Berlinnr, Alexeieff und hier Schüssler übereinstimmend gezeigt haben, gleich zu Beginn derselben als Pseudopolkappen an den Polen ansammelt, sich somit bei dieser Form in allen Stadien scharf verfolgen und seine volle Unbeteiligtheit an der Kernspindel aufzeigen läßt, läßt allein schon nur die Möglichkeit offen, **daß die Chromosomenplatte aus dem Caryosommaterial gebildet wird.** Bilder wie die Fig. 3 von Berliner und die Fig. 15 hier beweisen dies denn auch weiteres. Zweifel an dem Vorhandensein einer deutlichen generativen Komponente in Form einer Chromosomenplatte sind erst recht unangebracht. Ihr Vorhandensein erweist wohl schon die hier gegebene Reihe von Bildern, die deren Verhalten während des ganzen Teilungsvorgangs Schritt für Schritt aufzeigt; zudem ist sie auch — darauf sei nochmals besonders hingewiesen — durch Doppelfärbungen mit Metylgrün-Fuchsin deutlich in anderer Farbe darstellbar (Fig. 16). Bei dieser Färbung erscheinen die Pseudopolkappen grün, die Caryosomspindel schwächer graugrün und die Tochterplatten rot. Das Bild stimmt morphologisch ganz mit den entsprechenden Bildern genügend differenzierter Eisenhämatoxylinpräparate überein. Die durch konzentrische Entfärbung vorgetäuschten „Äquatorialplatten“, die man dagegen gelegentlich einmal bei nicht geglückter Eisenhämatoxylinfärbung erhält, sehen ganz anders aus und lassen sich als „Kunstprodukte“ leicht erkennen (Fig. 10 und 11). Der beliebte Einwurf gegen die trügerische Eisenlackfärbung ist daher auf die obigen Strukturen (Chromosomenplatten) nicht anwendbar.

---

[1]) Einen derartigen Fehlschluß hat auch Kühn in der Beurteilung und Homologisierung der einzelnen Komponenten bei der Teilung von *Prowazekia (Bodo)* gezogen, obwohl er selbst kurz vorher zugibt, daß nur die morphogenetische Analyse richtige Schlüsse liefert.

Auch die 2. Angabe BERLINER's über das Vorhandensein centrenartiger Körner an den Polen der Spindel wurde bestätigt. Hier könnte allerdings der Einwand erhoben werden, in den Fig. 22 und 23 seien die in der Mitte der Pseudopolkörper gelegenen Körner nur durch konzentrische Entfärbung der Eisenhämatoxylinpräparate entstanden, also nur künstlich vorgetäuscht, nicht tatsächlich vorhanden. Demgegenüber stehen aber die Fig. 4 BERLINER's und hier die Fig. 14 und 24, bei denen die Körner an den scharf zugespitzten Polen der deutlich begrenzten Spindel (also nicht im Pseudopolkörper) sich finden und somit ein derartiger Einwand nicht stichhaltig ist. Aber selbst zugegeben, die Centren seien immer noch nicht für diese Form absolut sicher gestellt, so ist doch unbedingt eine individualisierte lokomotorische Komponente in Gestalt einer (hier sicher aus dem Caryosom stammenden) Centralspindel aufgezeigt.

Der geschilderte Kernteilungsvorgang ist in mancher Hinsicht von Interesse. Er hat sich als eine deutliche Mitose oder Promitose erwiesen (im Gegensatz zu den Angaben von DOBELL und ALEXEIEFF), deren beide Komponenten, die lokomotorische (Spindel mit Centren) wie die idio-generative aus dem Caryosom entstehen, während das körnige Außenkernmaterial zu keiner der beiden prinzipiellen Komponennten direkte Beziehungen aufweist, sondern nur zu verhältnismäßig bedeutungslosen Pseudopolkappen sich ansammelt. Es ist das der einzig bisher bekannte Fall einer Lokalisation des Chromosomenmaterials im Caryosom bei den Euglenoiden, die sonst die typischen Beispiele für dessen dauernde Lagerung im Außenkern liefern (vgl. die neue Arbeit von TSCHENZOFF). Dagegen stimmt unsere Form in dieser Hinsicht vollkommen mit den Kernverhältnissen der Trypanosomen überein, wie sie ROSENBUSCH, HINDLE, CHAGAS u. a. klargelegt haben. Die Angaben über mitotische Kernteilung der Trypanosomen ist zwar neuerdings von KÜHN und v. SCHUCKMANN bestritten worden, die nur amitotische Durchschnürung des Caryosoms fanden. Wie aber demnächst von NÖLLER und dem Herausgeber eingehend gezeigt werden wird, sind diese Forscher demselben Irrtum (durch zu starke Färbungen) unterlegen, wie es für DOBELL und ALEXEIEFF hier bei *Scytomonas* gezeigt wurde.

Phylogenetisch erscheint diese Kernkonstitution insofern von Interesse, als hier bei dieser mit am niedersten organisierten Euglenoidee beide Kernkomponenten im Caryosom lokalisiert sind, während die übrigen genauer bekannten Formen dieser Ordnung stets eine Lagerung der generativen Komponente im Außenkern aufweisen.

Ob tatsächlich die höheren Kerntypen der Euglenen von solchen reinen Caryosomkernen durch Auswandern der generativen Komponente (zyklische Umsätze am Caryosom) entstanden sind, wie dies Hartmann 1910 seinerzeit ganz allgemein für die Bildung solch höherer Kerntypen angenommen hatte, ist natürlich bei der Unsicherheit aller phylogenetischen Betrachtungen ungewiß. Prinzipiell erscheint uns aber die Frage nach der Lokalisation der beiden Kernkomponenten im Ruhekern und der Ableitung von einem ursprünglich einheitlichem Caryosom als durchaus nebensächlich gegenüber der Erkenntnis, daß überhaupt in allen genauer untersuchten einfachen Protozoenkernen sich stets zwei gesonderte Komponenten nachweisen lassen, eine lokomotorische und eine generative.

Literaturverzeichnis.

Alexeieff, A. (1911): Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres Groupes de Protozoaires. C. R. Soc. Biol. T. 71 p. 674.

Berliner, E. (1909): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 297—326.

Dobell, C. C. (1908): The structure and life-history of Copromonas subtilis n. g. et n. sp. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 52 p. 75—120.

Doflein, Fr. (1916): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VI. Pyxidicula operculata. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. Bd. 39 (p. 614).

Hartmann, M. (1910): Die Konstitution der Protistenkerne. Jena, G. Fischer.

Jollos, V. (1917): Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. Arch. f. Protistenk. Bd. 37.

Kühn u. v. Schuckmann (1912): Cytologische Untersuchungen an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl. XV Bd. 2 p. 329—382.

v. Wasielewski u. Kühn (1914): Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. Bd. 38.

Tafelerklärung.

Tafel 5.

Sämtliche Figuren sind nach mit Sublimat-Alkohol oder Flemming'scher Flüssigkeit fixierten und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (1—15 u. 17—24) oder Metylgrün-Fuchsin (Fig. 16) gefärbten Präparaten bei Zeiss Apochr. 2 mm, Komp.-Ok. 18 mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Mikroskoptischhöhe gezeichnet. Die Vergr. beträgt ca. 2600.

Fig. 1. Vegetative Form.

Fig. 2—9, 12 u. 13. Kernteilungsstadien (scheinbar amitotisch) bei starker E.-H.-Färbung.

Fig. 10 u. 12. Konzentrische Entfärbung bei E.H.-Färbung, Äquatorialplatten vortäuschend.

Fig. 14—24. Kernteilungsstadien bei richtig differenzierten E.H.-Präparaten (Fig. 14—15 u. 17—24) und bei Metylgrün-Fuchsin (Fig. 16). Mitose des Caryosoms.

Fig. 14. Frühe Anaphase; Centren und Tochterplatten.

Fig. 15. Frühe Metaphase; Differenzierung der Äquatorialplatte in dem aufgelockerten Caryosom.

Fig. 16. Anaphase; Tochterplatten rot, Pseudopolkappen grün, Spindel graugrün mit leicht rötlichem Schimmer. Metylgrün-Fuchsin.[1]

Fig. 17 u. 18. Anaphasen.

Fig. 19. Späte Anaphase; Tochterplatten den Pseudopolkappen genähert.

Fig. 20. Späteres Stadium; Tochterplatten, Pseudopolkappen und Zwischenkörper.

Fig. 21—23. Frühe Anaphasen mit Centren.

Fig. 24. Späte Anaphasen. Deutlicher Zwischenkörper. Im Innern der Pseudopolkappen dunkle kleine Kugeln (Centren?)

---

[1]) Infolge eines Versehens ist die Figur bei der Reproduktion der Lichtdrucktafel nicht farbig hergestellt worden und wurde, da die morphologischen Einzelheiten gut herausgekommen sind, so belassen. Der Charakter der Färbung ist in Wirklichkeit etwa so, wie die der Amöbentafeln in der Arbeit von Jollos (dieses Arch. Bd. 37).

Kleinere Mitteilungen.

Zur Physiologie endophytischer Cyanophyceen.

Von
Ernst G. Pringsheim (Halle).

Das Problem der Symbiose im weitesten Sinne, d. h. des engen Zusammenlebens mehrerer Organismenarten unter gegenseitiger Beeinflussung, gewinnt an Mannigfaltigkeit, je weiter man es durch Kulturversuche und andere physiologische Hilfsmittel zu erforschen versucht. Die durch den vorliegenden Beitrag erreichte Klärung eines besonders anziehenden Falles ist leider recht bescheiden. Da aber äußere Gründe eine Weiterarbeit vorläufig verhindern, dürfte eine Darlegung der bisherigen Ergebnisse am Platze sein.

Die bekanntesten und am leichtesten zugänglichen Fälle der Symbiose von Blaualgen mit höheren Pflanzen sind das Vorkommen von *Nostoc punctiforme* in *Gunnera* und *Cycas* und von *Anabaena azollae* in *Azolla*. Die genannten Pflanzen findet man stets mit ihren Insassen, das Zusammenleben muß also schon weit ausgebildet sein. Auf die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Einzelheiten soll hier nicht eingegangen werden, da die betreffende Literatur leicht aufzufinden ist.

Ich stellte mir die Aufgabe, die betreffenden Cyanophyceen außerhalb des Pflanzenkörpers zu züchten, um ihre Ernährungsphysiologie aufzuklären. Bei *Gunnera* leben die *Nostoc*-Lager in den Rhizomen, also an Stellen, die kaum Licht empfangen. Man darf daraus wohl auf eine Ernährung der Blaualgen durch vom

Wirte gelieferte Stoffe schließen, da eine Kohlensäureassimilation so gut wie ausgeschlossen ist. Bei *Cycas* werden die bekannten korallenartigen „Luftwurzeln", die sich mit ihren Spitzen über den Erdboden erheben, vom *Nostoc* bewohnt. Doch auch hier ist der Lichtgenuß der Cyanophyceen sicher sehr gering. Bei *Azolla* endlich finden sich die *Anabaena*-Knäuel in den Höhlungen, die durch die Blätter gebildet werden in offenbar weniger strenger Symbiose und mit besserem Lichtgenuß.

Um Kulturen zu erzielen, wurden die Rhizome von *Gunnera* nach sorgfältiger Reinigung mit mehrfach gewechselten sterilen Messern zerschnitten und dann die deutlich sichtbaren schwarzgrünen Algennester unter aseptischen Bedingungen herauspräpariert und Teile davon auf Agar und Kieselsäurenährboden mit Algennährlösung gebracht. Auf dem Agar machte sich ein erhebliches Bakterienwachstum sehr störend bemerkbar, woraus geschlossen werden muß, daß die Cyanophyceen in ihren Höhlen nicht in absoluter Reinkultur vorliegen. Auf der Kieselsäuregallerte, die neben anderen Salzen 0,1 Proz. KNO_3 enthielt, wuchsen die *Nostoc*-Fäden, nachdem sie sich aus der um die Impfklümpchen entstehenden Bakterienzone herausgearbeitet hatten, sehr üppig zu schleimigen, blaugrünen Decken heran.

Ähnlich wurde mit den *Cycas*-Wurzeln verfahren, und zwar mit entsprechendem Erfolg. Wegen der bei der Kleinigkeit der Objekte schwierigeren Präparierung wurden die betreffenden Wurzelstücke äußerlich mit Sublimatlösung abgewaschen, ohne daß dadurch das Bakterienwachstum in den Kulturen auf Agar hätte unterdrückt werden können.

Bei *Azolla* endlich konnte eine sterile Präparierung nicht in Betracht kommen. Die Pflänzchen wurden zerschnitten und zerzupft und geeignete, unter dem Mikroskop ausgesuchte Stücke auf Algenkieselnährboden gebracht. Hier gelang es etwas schwieriger, eine Entwicklung der Cyanophycee zu erzielen, die aber schließlich vermöge des besseren Kriechvermögens der *Anabaena* gegenüber *Nostoc* sich bald über den ganzen Nährboden ausbreitete, wobei eine Verwechslung der *Anabaena azollae* mit etwa zufällig anwesenden anderen Arten durch mikroskopische Kontrolle und sorgfältige Bestimmung der außerhalb ihrer Wirtspflanze bisher nicht aufgefundenen Art ausgeschlossen wurde.

Schon das Wachstum aller drei Arten auf dem Kieselsäure-Nährboden, der keine organischen Stoffe enthielt, sprach dafür, daß sie ohne solche auskommen, also autotroph gedeihen können. Sicherge-

stellt wurde dieses Ergebnis dann durch Flüssigkeitskulturen, die mit aller Vorsicht angestellt wurden, um organische Verbindungen ganz auszuschließen. Es wurde eine Nährlösung aus reinsten Salzen und doppelt mit Jenaer Glasgefäßen destilliertem Wasser hergestellt, die 0,1 Proz. $Ca(NO_3)_2$, 0,02 Proz. $MgSO_4$, 0,02 Proz. K_2HPO_4 und eine Spur Eisen enthielt. Als Kulturgefäße dienten Jenaer Erlenmeyerkölbchen, die mit Chromschwefelsäure gereinigt und mit Glaskappen an Stelle der Watte verschlossen waren. *Nostoc punctiforme* wuchs darin in graugrünen schleimigen Klümpchen, *Anabaena azollae* in häutigen Lagern von frisch blaugrüner Farbe. Wir finden hier wieder eine Bestätigung der schon früher von mir aufgestellten Regel, daß chlorophyllführende Mikroorganismen ohne organische Stoffe auskommen können.[1])

Nun bleibt aber noch die Hauptfrage offen, das Verhalten der endophytischen Blaualgen zu organischen Stoffen, also das mixotrophe oder heterotrophe Wachstum. Zur vollkommenen Lösung dieser Frage wäre eine bakterienfreie Reinkultur vonnöten gewesen, die aber leider trotz lange fortgesetzter Bemühungen mit den früher bei anderen Blaualgen erfolgreichen Methoden und mannigfaltigen Abwandlungen bisher nicht zu erzielen war. Es gelang nur durch immer wiederholte Überimpfung auf Kieselsäureplatten und dann auf Agar, die raschwüchsigen Bakterien soweit zurückzudrängen, daß eine ungestörte Vermehrung der Cyanophyceen, auch auf Asparagin- und Heydenagar ermöglicht wurde und zwar in dem Maße, daß diese Kulturen wie bakterienfreie Reinkulturen aussahen. Sobald aber z. B. auf glukosehaltigen Peptonagar übergeimpft wurde, machte sich das Bakterienwachstum wieder störend bemerkbar.

In Ermangelung eines Besseren wurden mit diesen bakterienhaltigen Kulturen einige Ernährungsversuche angestellt.

1. In einer Nährsalzlösung von der obigen Zusammensetzung mit Traubenzucker in verschiedenen, von 0,01—0,2 Proz. ansteigenden Konzentrationen war die Förderung des Wachstums durch die Glukose in allen geprüften Konzentrationen deutlich, wenn auch nicht sehr stark. Der *Nostoc* aus *Gunnera* und *Cycas* war stärker gefördert als die *Anabaena azollae* und die zum Vergleich herangezogenen in Reinkultur vorhandenen Arten.

2. Auf Agar mit 0,1 Proz. Pepton und 0,1 Proz. Glukose war eine

[1]) E. G. Pringsheim, Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. Mehrere Mitteilungen in den letzten Bänden von Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen. Daselbst auch Literatur.



Verbesserung des Wachstums gegenüber zuckerfreiem Agar nicht bemerkbar.

3. In Dunkelkulturen auf dem Zucker-Pepton-Agar hielten sich alle drei Blaualgenstämme lange lebend. *Nostoc punctiforme* breitete sich dabei bemerkenswerterweise besser aus als *Anabaena azollae*, obgleich letztere sonst lebhafter beweglich ist. Vermehrung fand wohl sicher nicht statt.

4. In Kulturen auf demselben Nährboden, die unter eine Glocke mit Kalilauge gestellt wurden, um die Assimilation der Kohlensäure auszuschalten, die aber in gutem Lichte standen, vermehrten sich die *Nostoc*-Kulturen deutlich, was durch Vergleich mit den Dunkelkulturen sichergestellt wurde. Jedoch war das Wachstum wesentlich geringer als in Parallelkulturen, die an freier Luft standen. An *Anabaena azollae* und den anderen Blaualgen war keine Vermehrung ohne CO_2 zu erzielen.

Aus diesen Versuchen kann man nur mit Vorsicht Schlüsse auf die natürlichen Verhältnisse ziehen. Sie deuten aber immerhin darauf, daß zum mindesten *Nostoc punctiforme*, wie das schon Bouilhac behauptet hatte, organische Stoffe auszunutzen vermag. Wogegen *Anabaena azollae* kaum in höherem Maße als dies für die früher untersuchten freilebenden Arten festgestellt wurde, durch mixotrophe Ernährung gefördert werden dürfte. Daß eine Kultur im Dunkeln nicht gelungen ist, kann daran gelegen haben, daß wegen des Mangels an bakterienfreien Kulturen eine Züchtung auf Grund üppigerer Ernährung, etwa mit eiweißhaltigen Lösungen, nicht in Frage kam.

Schließlich war noch an die Möglichkeit zu denken, daß die endophytischen Blaualgen, ähnlich wie es für die Knöllchenbakterien der Leguminosen angenommen wird, durch Bindung atmosphärischen Stickstoffes ihre Wirtspflanzen unterstützen. So gibt Oes an, er habe *Azolla* in stickstoffreien Nährlösungen zur Entwicklung gebracht (was mir freilich nicht gelingen wollte) und schiebt die Fähigkeit zur N-Bindung der *Anabaena* zu, obgleich doch ebensogut *Azotobakter* oder ein anderes N-fixierendes Bakterium zugegen gewesen sein kann. In Kulturen mit stufenweise herabgesetzter Nitratmenge entsprach die Algenentwicklung sowohl bei *Nostoc* wie bei *Anabaena* ebenso wie bei den anderen Blaualgen der Stickstoffgabe und fiel ohne Stickstoff ganz aus. Doch wäre es immerhin möglich, daß das Ergebnis bei Zusatz eines geeigneten organischen Stoffes anders gewesen wäre. Auch hier kann eine sichere Entscheidung also nur auf Grund bakterienfreier Reinkulturen erzielt werden.

Ergebnisse.

1. Die endophytischen Cyanophyceen *Nostoc punctiforme* aus *Cycas* und *Gunnera* sowie *Anabaena Azollae* aus *Azolla* können außerhalb der Wirtspflanze zur Vermehrung gebracht werden.

2. Sie sind zu autotropher Ernährung in Algennährlösungen befähigt.

3. Eine Förderung des Wachstums durch die Aufnahme organischer Stoffe war nur bei *Nostoc punctiforme* deutlich; hier konnte sie in gewissem Maße die Kohlensäureassimilation ersetzen.

4. Stickstoffbindung konnte nicht beobachtet werden.

Nachrufe.

Karl Mulsow †.

Von
M. Plehn.

Am 1. Juni 1915 fiel vor Przemysl, 27 Jahre alt, Dr. KARL MULSOW; er folgte seinem jüngeren Bruder, Dr. WALTER MULSOW, der schon im September 1914 auf dem westlichen Kriegsschauplatz geblieben war. Wie dieser hatte er seine zoologische Laufbahn mit Protozoenstudien begonnen; obwohl er später auch in anderer Richtung arbeitete, galt sein intensivstes Interesse stets der Protistenkunde.

KARL MULSOW war Schüler von WEISSMANN und von RICHARD HERTWIG, unter dem er 1910 promovierte mit einer sehr bemerkenswerten Arbeit: „Über Fortpfanzungserscheinungen bei *Monocystis rostrata*". (Dieses Archiv Bd. 22.)

Es gelang ihm, bei dieser, der Untersuchung sehr günstigen Form, den Beweis zu erbringen, daß in den letzten Teilungen vor Abschnürung der Gameten eine typische Reduktion der Chromosomen (von 8 auf 4) stattfindet, was vorher nur vermutet werden konnte. Auch sonst liefert diese von MULSOW entdeckte Spezies bedeutend klarere Zellbilder als die früher bekannten Gregarinen des Regenwurmhodens, und es ergab sich eine Darstellung von überzeugender Anschaulichkeit.

Unmittelbar nach abgelegtem Examen wurde MULSOW Assistent HOFER's an der „Kgl. Bayr. Biolog. Versuchsstation für Fischerei"



in München, eine Stellung, die gleichermaßen wissenschaftliche wie praktische Aufgaben bot und dadurch der vielseitigen Begabung des jungen Forschers besonders angemessen war. Mit dem frischen Eifer, mit dem er alles ergriff, vertiefte er sich in das Studium der Fische und ihrer Parasiten. Das erste schöne Ergebnis war die Entdeckung von Geschlechtschromosomen bei einem Nematoden.

Der Chromosomenzyklus bei *Ancyracanthus cystidicola* (Arch. f. Zellforsch. Bd. 9 1912. Vorläufige Mitteilung im Zool. Anz. Bd. 38 1911). Das Objekt zeigt einen Fall vom Protenortypus, wie er klarer nicht gedacht werden kann. Schon im ungefärbten Präparat lassen sich unter den vier Spermatiden, die aus einer Spermatogonie entstanden sind, zwei mit 5 und zwei mit 6 Chromosomen unterscheiden; auch nach der Befruchtung sind im männlichen Vorkern 5 resp. 6 Chromosomen mit schematischer Deutlichkeit zu erkennen, und die Furchungskerne lassen, je nachdem es sich um weibliche oder männliche Embryonen handelt, 12 resp. 11 Chromosomen sehen.

Es folgte eine Mitteilung:

Ein neuer Gehirnparasit des Karpfens *Lentospora encephalica* (Allg. Fischerei-Ztg. 1911). Dieser Myxobolid bewohnt die Bluträume des Gehirns und veranlaßt Gleichgewichtsstörungen.

1911 wurde noch (gemeinsam mit M. Plehn) im Zentralbl. f. Bakt. Abt. I Bd. 59 veröffentlicht:

Der Erreger der Taumelkrankheit der Salmoniden. Hier wird bewiesen, daß „*Ichthyophonus hoferi*“ nicht, wie vorher angenommen, ein Sporozoon, ein Haplosporid ist, sondern daß er zu den niedersten Algen, den Phycomyceten gehört.

Im weiteren widmete sich Mulsow bakteriologischen Studien über „Die Furunkulose der Salmoniden“, die besonders der Bekämpfung dieser gefährlichen Seuche galten. Zahlreiche kleine Artikel über diesen Gegenstand und über Fragen aus der Fischereibiologie sind in der Allg. Fischerei-Ztg. (München) erschienen und haben dem Verfasser in Fachkreisen einen hochgeachteten Namen verschafft, ebenso wie die Vorträge, die er in wissenschaftlichen Versammlungen und auch in Fischereivereinen hielt, und die durch ihre anschauliche Lebendigkeit stets nachhaltigen Eindruck machten.

Ein ganz hervorragendes Lehrtalent bewies Mulsow, als er in den Wintern 1912—13 und 1913—14 in der Fischereischule in Sternberg unterrichtete.

Ebenso zeigte sich sein Geschick, mit dem Volk zu verkehren, bei den zahlreichen Untersuchungsreisen, die er im Auftrag der

Biolog. Versuchsstation auszuführen hatte; er verstand es ganz vortrefflich, die Fäden zwischen der reinen Wissenschaft und der Praxis fest zu verknüpfen.

In den Jahren 1913 und 1914 war MULSOW mit breit angelegten Versuchen über Geschlechtsbestimmung bei Fischen und mit Bastardierungsversuchen zur Klärung Mendelistischer Probleme beschäftigt.

Aus seiner freudigen, von reichem Erfolg gekrönten Arbeit wurde er durch den Krieg gerissen; als ebenso eifriger Soldat zog er ins Feld wie er eifriger Forscher gewesen war.

Er hätte in der Wissenschaft und im Leben Bedeutendes leisten können und wird auch als Mensch denen unvergeßlich bleiben, die ihm näher traten!

Hermann Schüßler †.

Von

Max Hartmann.

Hermann Schüssler, von dem die in diesem Hefte veröffentlichte Untersuchung über die Kernteilung von *Scytomonas* stammt, hat nicht mehr die Freude erlebt, seine Arbeit selbst der Öffentlichkeit zu übergeben. Am 3. Juli 1916 starb er in Kobryn (Polen) am Fleckfieber, das er sich in Ausübung seiner Forschertätigkeit zugezogen hat. Wieder hat dadurch der Krieg, wenn auch nur indirekt, einen der hoffnungsvollsten Jünger unserer Wissenschaft hinweggerafft.

H. Schüssler war geboren am 11. März 1889 zu Frankfurt a. M. Nachdem er die Selektenschule und das Lessinggymnasium seiner Vaterstadt besucht hatte, bezog er von 1907—11 die Universitäten Marburg, München und Berlin und widmete sich dem Studium der Naturwissenschaften, insbesondere der Protozoologie. Im Sommer 1910 trat er als Praktikant in die Protozoenabteilung des Kgl. Instituts für Infektionskrankheiten „Robert Koch" in Berlin, in dem er von 1911—12 als wissenschaftlicher Hilfsarbeiter tätig war.

Mit außerordentlichem Verständnis hatte er sich in kurzer Zeit in die Probleme der Protistenkunde eingearbeitet und durch eigene Arbeiten unsere Wissenschaft erfolgreich gefördert. Vor allem beschäftigte er sich mit der Cytologie und Entwicklung der Thekamöbe *Clamydophris*, worüber er allerdings bisher nur eine vorläufige Mitteilung (dieses Archiv Bd. 22, 1911) über eine neue Art, *Clamydophris schaudinni*, mitgeteilt hatte, bei deren Kernteilung, im Gegensatz zu der von Schaudinn untersuchten Art, keine Centren zu beobachten sind. — die erste neuere Mitteilung über centrenlose

Kernteilung bei Protozoen. Bei anderen Arten derselben Gattung konnte er dagegen Nucleocentrosomen nachweisen, die teilweise in Rückbildung begriffen waren. Von großer theoretischer Bedeutung ist seine, von mir in unserem Lehrbuch veröffentlichte und abgebildete Beobachtung, daß die aus mehreren Einzelkernen verschmolzenen Riesenkerne plasmogamierter Tiere auch bei der centrenlosen Form so viele gesonderte Spindeln erkennen lassen, als Kerne an der Verschmelzung teilgenommen haben, ein Resultat, das die Individualität der lokomotorischen Kernkomponente schlagend beweist. Voraussichtlich wird es möglich sein, wenigstens einen Teil der Resultate nach den vorhandenen Zeichnungen und Skizzen zu veröffentlichen. Auch über die Cytologie und Entwicklung des Infusors *Colpoda*, mit dem er sich lange Zeit eingehend beschäftigte, und wobei er durch Doppelfärbungen auch am Macronucleus die beiden Kernkomponente nachweisen konnte, soll noch aus seinem Nachlaß eine Veröffentlichung zusammengestellt werden.

Im Herbst 1912 kam er an das Institut „Camara Pestana“ in Lissabon, von wo er im Frühjahr 1914 an das Koch'sche Institut zurückkehrte, um daselbst Assistent zu werden. In Lissabon beschäftigte er sich neben einer erfolgreichen Lehrtätigkeit mit Untersuchungen über Amöbendysenterie und Kalaazar, vor allem aber mit Studien über Trichonymphiden, die er nach seiner Rückkehr nach Deutschland mit seinem Freunde Kuczynski weiterführte. Herr Dr. Kuczynski wird später über die Resultate dieser Untersuchung in diesem Archiv berichten.

Bei der Mobilmachung wurde er als Ersatzreservist eingezogen, infolge eines Unfalles aber nach einiger Zeit als untauglich entlassen. Er war dann einige Monate als Assistent am Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem tätig. Im Frühjahr 1915 wurde er wieder eingezogen und kam zum 48. Inf.-Reg. nach Küstrin. Er arbeitete dort ein Jahr lang als Bakteriologe im Festungslazarett II. Im März 1916 wurde er auf Veranlassung von Stabsarzt Dr. Töpfer in das I. Bakteriologische Laboratorium der Bugarmee versetzt, um an den von letzterem mit großer Energie betriebenen Fleckfieberstudien mitzuarbeiten. Sehr bald nach seiner Mitarbeit gelang ihm zusammen mit Dr. Töpfer der Nachweis, daß die von Rocha-Lima aus dem Läusedarm beschriebenen Microorganismen bei künstlicher Infektion der Läuse erst vom 4. Tage an auftreten, sowie die erfolgreiche Übertragung durch derart infizierte Läuse, ein Erfolg, an dem Schüssler hervorragend mitbeteiligt ist. Aber noch war die Mitteilung darüber nicht im Druck

erschienen (Deutsche med. Wochenschr. 1916 Nr. 38), da erkrankte er selbst und starb am 3. Juli 1916. Auf dem deutschen Soldatenfriedhof zu Kobryn liegt er begraben.

Schüssler's Interesse galt nicht nur der Protistenkunde und im Zusammenhange damit allgemein cytologischen Fragen; in gleich gründlicher Weise hat er sich auch sehr früh in die Probleme der modernen Vererbungslehre eingelebt und mehrere Bastardierungsversuche durchgeführt, deren Resultate leider durch den Krieg verloren gingen.

Was Schüssler bei seinem Arbeiten auszeichnete, war neben einer scharfen Beobachtung die tiefe gedankliche Durcharbeitung der Probleme und die besonnene Kritik gegenüber den gewonnenen Befunden. Er stellte die größte Anforderung an seine Arbeit und unterzog die Resultate immer wieder einer neuen kritischen Durchsicht. Diese Eigenschaften, zusammen mit einer gewissen Bedächtigkeit, sind auch der Grund, daß von seinen Untersuchungen bisher so wenig veröffentlicht und jetzt leider so manches für immer verloren ist; sie waren es aber auch vor allem, die zu den größten Hoffnungen auf seine künftigen Leistungen berechtigten. Alle, die das Glück hatten, Schüssler näher kennen zu lernen, mußten diesen stillen, bescheidenen Menschen seines unerbittlichen, echt wissenschaftlichen Wahrheitsdranges und seines ehrlichen und vornehmen Wesens willen schätzen und lieben.

Richard Gonder †.

Von
Dr. J. Gross, Frankfurt a. M.

Am 6. Februar erlag einer der tüchtigsten unter den jüngeren deutschen Protozoenforschern Dr. RICHARD GONDER, Mitglied des Georg Speyer-Hauses und Privatdozent an der Universität Frankfurt einer Laboratoriumsinfektion mit WEIL'scher Krankheit, welche zurzeit bei allen kämpfenden Heeren hier und dort epidemisch auftritt. Gleich seinem Lehrer SCHAUDINN riß ihn der Tod aus einer erfolgreichen noch im Anstiege begriffenen Forscherlaufbahn. Gleich seinem Freunde PROWAZEK wurde GONDER eines der vielen Opfer, welche der Weltkrieg auch hinter den Fronten fordert.

Am 6. Juli 1881 zu Friedberg in Hessen geboren studierte GONDER von 1899 an in München, Freiburg und zuletzt in Gießen, wo er 1904 zum Dr. phil. promoviert wurde.

Schon als Student in Gießen wandte er sich, angeregt durch HARTMANN, der damals als Privatdozent an der hessischen Universität wirkte, dem Studium der Protozoen zu. Seine Doktorarbeit (1) behandelt *Opalinopsis*, jenes merkwürdige in Cephalopoden schmarotzende Infusor. Gelang es ihm auch nicht, die ganze Entwicklung des rätselhaften, der Forschung große Schwierigkeiten entgegensetzenden Organismus aufzuklären, so enthält seine Arbeit doch die ersten zuverlässigen Angaben über die komplizierten Kernverhältnisse von *Opalinopsis*.

Bald nach seiner Promotion wurde GONDER nach Berlin ins Kaiserliche Gesundheitsamt berufen als kommissarischer Hilfsarbeiter und Assistent an dem eben von SCHAUDINN eingerichteten Protozoenlaboratorium. Auf GONDER's Berliner Arbeitsstätte lag damals der ganze Glanz der neuen Epoche, die SCHAUDINN durch seine berühmten

Arbeiten über die Sexualität der Protozoen eingeleitet hatte, mit welchen er der gesamten Protistologie einen gewaltigen Antrieb nach vorwärs erteilte — jener Epoche, deren Größe heute von vielen, sei es aus Unverständnis oder absichtlich, hämisch bemängelt wird. Gonder hat es immer als das größte Glück seines Lebens betrachtet, daß er als tätiger Mitarbeiter damals all der Förderungen und Anregungen teilhaftig werden konnte, die von der sprühenden Persönlichkeit Schaudinn's ausstrahlten. Es ist der Allgemeinheit wenig bekannt, daß Gonder auch an den Untersuchungen rege beteiligt war, die zur Entdeckung des *Treponema pallidum* führten. Schaudinn hat den Wert von Gonder's Mithilfe an dieser wissenschaftlichen Großtat immer rückhaltslos anerkannt.

Im Mai 1905 wurde Gonder an die biologische Station in Rovigno kommandiert als Verwalter des dort vom Gesundheitsamt errichteten Zweigprotozoenlaboratoriums. Bis zum Herbst 1907 verweilte er dort. Und gleich Schaudinn und Prowazek hat er immer mit besonderer Liebe der schönen Jahre gedacht, die er an den sonnigen, an Naturschönheiten und geschichtlichen Erinnerungen so reichen Gestaden der blauen Adria verleben konnte. Frei von bürokratischen Verpflichtungen, die ihn in Berlin zeitweilig beengten, konnte er in Rovigno völlig der Wissenschaft leben. Die erste Frucht dieser ersten ganz selbständigen Schaffensperiode war eine Untersuchung über die bis dahin sehr ungenügend bekannte Hämosporidie *Achromaticus vesperuginis* (2). Gonder konnte einwandsfrei das Eindringen der Schizozoiten in Erythrocyten feststellen, sowie das Auftreten sog. „Vierergruppen", wodurch *Achromaticus* seine Stellung zwischen Plasmodien und Babesien zugewiesen erhielt. Auch die Reihe von Spirochätenarbeiten begann damals mit der Studie über *Spirochaeta vespertilionis* (3). Gleichfalls von Rovigno aus veröffentlichte Gonder die Ergebnisse seiner Atoxylversuche bei der Babesiose der Hunde (4). Gonder gehört somit zu den ersten Forschern, welche die Bekämpfung von Protozoenkrankheiten mit arsenhaltigen Heilmitteln versuchten, also zu den Vorläufern der modernen im Salvarsan gipfelnden Chemotherapie. In der Hauptsache gleichfalls schon in Rovigno ausgeführt, wenn auch erst beträchtlich später veröffentlicht wurden Gonder's Untersuchungen über *Trypanosoma vespertilionis* (9). Es gelang ihm in der Acaride *Leiognathus arcuatus* den Überträger zu finden und Beiträge zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Blepharoplast und Kern zu liefern. Außer zu diesen publizierten Arbeiten hat Gonder seinen Aufenthalt in Rovigno zu wichtigen anderen Studien ausgenützt:

über Malaria, Papatatschifieber und Lues. Hier hat er den Grund zu der Vielseitigkeit gelegt, die sein späteres Wirken auszeichnet. Nur ungern schied GONDER von der stillen Bucht an der Küste Dalmatiens. Dagegen begrüßte er es, daß er nicht mehr nach Berlin ans Gesundheitsamt zurückzukehren brauchte, das ihm durch den frühen Tod SCHAUDINN's zu einer schmerzlichen Erinnerung geworden war. Nach Ableistung seiner Wehrpflicht wurde er im April 1908 als Vertreter des auf einer Forschungsreise weilenden PROWAZEK an das Institut für Schiffs- und Tropenhygiene nach Hamburg berufen. Hier beschäftigten ihn zunächst Untersuchungen über Affenmalaria. Zusammen mit v. BEERENBERG-GOSSLER (37) entdeckte er das interessante *Plasmodium brasilianum*, das dem *Plasmodium malariae* nahe steht, sich aber durch den Mangel endoglobulärer Stadien von allen anderen Malariaparasiten unterscheidet. Gemeinsam mit RODENWALDT (39) stellte GONDER dann experimentelle Untersuchungen über *Plasmodium kochi* und *Babesia canis* an, die zu dem interessanten Ergebnis führten, daß nach Splenektomie der Versuchstiere die Parasiten sich monatelang im kreisenden Blute halten, während sie normalerweise in ganz kurzer Zeit aus ihm verschwinden. Auch zwei kleine Arbeiten über die Biologie der Trypanosomen (38, 40) fallen in die Zeit von GONDER's Wirksamkeit am Institut für Schiffs- und Tropenhygiene. In Hamburg hat GONDER auch zum erstenmal eine Lehrtätigkeit ausgeübt durch Vorlesungen und Kurse für Schiffs- und Tropenärzte. Auch unternahm er damals einen Besuch der Zoologischen Station in Neapel, an der er schon 1902 Material für seine Doktorarbeit gesammelt hatte. Dieses Mal beschäftigte er sich mit eingehenden Studien über „Muschelspirochäten", deren Ergebnisse in mehreren Arbeiten (5, 6, 27) niedergelegt wurden. Der Wert dieser Studien liegt nicht so sehr in der Auffindung neuer Tatsachen, als in deren theoretischer Auswertung für die systematische Stellung der Spirochäten im allgemeinen.

Im Jahre 1910 unternahm GONDER auf Wunsch der englischen Regierung mit Unterstützung des deutschen Kolonialamtes eine Forschungsreise nach Südafrika zum Studium des Küstenfiebers der Rinder. Die Untersuchungen (10, 12—20) wurden unter weitgehender Förderung der englischen Behörden und Kollegen im veterinärbakteriologischen Laboratorium zu Onderstepoort in Transvaal ausgeführt und waren von vollem Erfolg gekrönt. Das Problem, das er vorfand, war recht verwickelt. Vor allem galt es zu entscheiden, ob im Blute der südafrikanischen Rinder zwei verschiedene Parasiten vorkommen, der Erreger des Küstenfiebers und ein harmloser

Schmarotzer, oder ob alle beobachteten Formen zu ein und derselben Art gehören. Die erstere Ansicht vertrat seit Jahren der englische Bakteriologe Theiler. Da es niemals gelang, durch Übertragung von Blut Küstenfieber hervorzurufen, dagegen der vermeintliche Erreger leicht mit Blut übertragen werden konnte, so stellte Theiler zwei biologisch verschiedene Parasitenarten auf, eine mit Blut übertragbare harmlose *Babesia mutans* und den mit Blut nicht übertragbaren Krankheitserreger *Theileria parva*. Andere Forscher aber hielten wegen des Mangels scharfer morphologischer Unterschiede, sowie auf Grund von Resultaten immunisatorischer Versuche an der Identität der beiden Formen fest. Gonder gelang es bald die schwierige Frage zu lösen. Hier zeigte sich so recht der Wert der zoologischen Durchbildung, die er sich in der Schule Spengel's, Hartmann's und Schaudinn's angeeignet hatte, und die ihm eine entscheidende Überlegenheit über die Methoden der anderen, vorwiegend medizinisch vorgebildeten Forscher verlieh, welche sich vordem um die Klärung des Problems bemüht hatten.

Gonder entdeckte den vollständigen Entwicklungscyclus von *Theileria parva* und große Teile desselben von *Babesia mutans*. Erst dadurch ließ sich ein sicheres Urteil über die Verschiedenheit beider Species gewinnen. *Babesia mutans* ist ein typischer Blutparasit, der fast seine ganze Entwicklung im Blute durchmacht. *Theileria parva* dagegen verschwindet sehr bald nach der Infektion aus dem Blut und durchläuft die ganze Entwicklung vom Agameten bis zum Gametocyten in inneren Organen: Milz, Lymphdrüsen, Knochenmark. Erst die Gametocyten erscheinen wieder im Blute und befallen die Erythrocyten. Sie entwickeln sich in diesen aber nicht weiter. Das Blut küstenfieberkranker Rinder kann also eine direkte Übertragung der Krankheit gar nicht bewirken. Um ihre Weiterentwicklung aufzunehmen, müssen die Gametocyten in den Magen der Larve oder Nymphe einer Zecke des Genus *Rhipicephalus* gelangen. Hier geht dann die Gametenbildung vor sich, ihr folgen Copulation und Zerfall der Ookineten in Agameten. Diese können dann durch den Biß der Zecke, nachdem sie sich vorher gehäutet hat, übertragen werden. Gonder's Erfolge sind ein schöner Beweis dafür, wie wichtig gediegene biologische Kenntnisse für die Entscheidung parasitologischer Fragen sind.

So mühsam Gonder's Untersuchungen über das Küstenfieber auch waren, er fand dabei doch Zeit zu anderen Arbeiten und nützte den Aufenthalt in Afrika zu Studien über andere parasitische Protozoen aus. So fand er im Herzblut eines Raubvogels *Elanus*

coerulens die interessante *Lamblia sanguinis* (11, 22), also einen Blutparasiten aus einer Familie, deren sonstige bekannte Vertreter ausnahmslos im Darm ihrer Wirte leben. Auch die Übertragung von *Haemoproteus columbae* (36) studierte GONDER und konnte die Befunde früherer Forscher wesentlich ergänzen.

Von der Forschungsreise zurückgekehrt, wurde GONDER bald als Assistent von PAUL EHRLICH nach Frankfurt berufen und 1911 zum Mitglied des Georg Speyer-Hauses ernannt. In Frankfurt begann für ihn eine neue fruchtbare Periode des Forschens und Schaffens. War GONDER bisher trotz mancher experimenteller und auch therapeutischer Arbeiten in erster Linie doch Morphologe geblieben, so sah er sich jetzt vor ganz neue Aufgaben gestellt. Jetzt galt es für ihn, sein ganzes biologisches Wissen in den Dienst der Therapie zu stellen. Das erforderte aber vor allem ein tiefes Eindringen in Wissensgebiete, die ihm bisher ferner lagen. Er mußte sich die ganze umfangreiche und schwierige Immunitätslehre EHRLICH's zu eigen machen, und zu dem Zweck auch seine chemischen Kenntnisse erweitern und vertiefen. In überraschend kurzer Zeit löste GONDER diese Aufgaben.

Mit welchem Erfolge, das lehrt am besten die Tatsache, daß EHRLICH, als er aufgefordert wurde, die Bearbeitung der Chemotherapie für die Handbücher von PROWAZEK (41) und von KOLLE u. WASSERMANN (42) zu übernehmen, GONDER zum Mitarbeiter erkor. Erleichtert wurde GONDER der Übergang zu einem völlig neuen Forschungsgebiet durch seine ganze Charakteranlage. Er gehörte nicht zu den Forschern, welche ihr ganzes Lebenswerk der Ergründung eines großen Problems widmen. Mit der gleichen frischen Energie ergriff er jede neue Anregung und setzte sofort seine ganze Kraft an die Erledigung der jeweils vorliegenden Aufgabe. Dabei verlor er aber die Forschungsgebiete, die ihn in früheren Lebensabschnitten beschäftigt hatten, durchaus nicht aus den Augen. So hat denn seine in der Hauptsache Fragen der praktischen Therapie gewidmete Tätigkeit am Georg Speyer-Hause auch für die Protistenkunde wertvolle Früchte gezeitigt. In einer Arbeit über arzneifeste Trypanosomen (23) wies er nach, daß die Arsenfestigkeit, die sich in Rattenpassagen scheinbar unbegrenzt lange erhält, im Darm von *Haematopinus* verloren geht, durch Züchtung in Kulturen dagegen nicht beeinträchtigt wird. Diese Tatsachen bilden eine Stütze für die vielfach angegriffene SCHAUDINN-PROWAZEK'sche Lehre, nach welcher die Trypanosomen im Darm des Überträgers Gameten bilden und die Befruchtung vollziehen. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht ferner, daß GONDER im Darm

von *Haematopinus* Ockineten nachweisen konnte. Versuche auch bei Spironemen Arsenfestigkeit zu erzielen, gelangen erst nach sehr zahlreichen Passagen und zeigten, „daß der mühevolle Weg und die Zeitaufwendung in gar keinem Verhältnis stehen zu dem einfachen Weg, arsenfeste Trypanosomen zu erlangen“ (24). Auch chemotherapeutisch unterscheiden sich also die beiden Genera nicht unerheblich. Dazu kommt, daß, wie Gonder in einer weiteren Arbeit (30) nachwies, arsenfeste Spironemen (*S. gallinarum* und *recurrentis*) im Zeckendarm ihre Festigkeit bewahren. Im Gegensatz zu den Trypanosomen fehlen also in der Entwicklung der Spironemen höchstwahrscheinlich sexuelle Vorgänge ganz. Von allgemein biologischem Interesse sind auch Gonder's Versuche über Immunität bei *Spironema gallinarum* (34). Durch wiederholte Reisvogelpassagen wurde ein bisher in Hühnern gezüchter Spironemenstamm sehr wesentlich modifiziert. Bekanntlich hinterläßt die „Hühnerspirillose“ bei Überstehen der Krankheit vollkommene Immunität. Wurde aber ein Huhn vorher mit Spironemen aus Huhnpassagen infiziert, und nach Heilung mit auf Reisvögeln gezüchteten Spironemen reinfiziert, so ging die Infektion glatt an. Das gleiche Resultat ergab sich bei Umkehrung der Versuchsanordnnng. Es handelt sich nicht um eine plötzliche „Mutation“, sondern um eine ganz allmählich eintretende, in ihrem späteren Verlauf durch Selektion beschleunigte Modifikation. Weitere Studien Gonder's (25) zeigten, daß Salvarsan und andere Arsenpräparate nicht nur im Tierkörper auf Trypanosomen und Spironemen einwirken, sondern auch in vitro, was oft bestritten wurde. Sie töten die Parasiten im Reagenzglas zwar nicht, diese verlieren aber ihre Infektiösität, d. h. sie büßen ihre Vermehrungsfähigkeit ein. Wichtig für die Laboratoriumstechnik ist die Gonder gelungene Übertragung von *Leishmania tropica* auf Mäuse (36).

In Frankfurt am Georg Speyer-Hause fand Gonder, wie er immer dankbar anerkannt hat, die glücklichsten Arbeitsbedingungen, und der Kreis seiner Wirksamkeit erweiterte sich von Jahr zu Jahr. Die Senckenbergische Gesellschaft, die ihn bald in ihren Vorstand wählte, gab ihm Gelegenheit, seine Ideen und die Ergebnisse seiner Forschung vor einem weiteren Kreise naturwissenschaftlich Interessierter vorzutragen. Seine Arbeiten fanden immer weitere Anerkennung, was ihm die Mitarbeiterschaft am „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“ (28) und an Prowazek's „Handbuch der pathogenen Protozoen“ (31, 41) eintrug. Auch seine Lehrtätigkeit nahm zu. Nachdem er schon mehrfach im Georg Speyer-Hause Vorlesungen gehalten hatte, habilitierte er sich im Wintersemester 1916/1917

auch an der Universität Frankfurt. In raschem, erfolgreichen Anstieg näherte sein Leben sich der Reife; da riß ihn das Schicksal hinweg mitten aus Plänen und Entwürfen.

An seinem Sarge ist von mehr als einem Redner betont worden, wie glücklich doch eigentlich Gonder's ganzes Leben gewesen ist. Jeder, der seine Entwicklung von Anfang an verfolgen konnte, wird dem zustimmen. Die Ursache davon aber liegt vor allem in Gonder's eigner Wesensart. Sein sonnig heiteres Gemüt war durch nichts aus dem Gleichgewicht zu bringen. Seine frische Tatkraft überwand leicht alle Hindernisse. Sein offenes und zugleich liebenswürdiges Wesen erwarb ihm schnell die Zuneigung aller, die mit ihm in Berührung kamen. Gonder war einer der seltenen Menschen, die gleich beliebt sind bei Vorgesetzten, Kollegen und Untergebenen. An der fast kindlichen Reinheit seines Wesens glitt alles Häßliche und Unwürdige ab, ohne Flecken zu hinterlassen. Mißgunst und Anfeindung, die auch ihm nicht erspart blieben, empfand sein stets auf die Sache gerichteter Sinn gar nicht. Aufrecht und gerade ging er seinen Weg, ohne sich zu bücken, aber auch ohne anzustoßen. Weil er für sich selbst nichts suchte, und ganz der Forschung lebte, stieg er von Stufe zu Stufe und errang in seiner Laufbahn Vorteil auf Vorteil. Einer der ansprechendsten Züge in Gonder's Charakter war die große Treue gegen seine Lehrer. Ihn von Fritz Schaudinn oder Paul Ehrlich erzählen zu hören, war ein Genuß. So warm und herzlich war seine Liebe zu seinen dahingegangenen Meistern, daß kein Zuhörer sich ihrem Bann entziehen konnte. Er, der gegen Angriffe auf sein eigenes Werk der nachsichtigste war, der nie eine wissenschaftliche Polemik geführt hat, konnte in heiligem Zorn aufbrausen, wenn ihm Bemängelungen der Arbeiten Schaudinn's oder Ehrlich's begegneten.

Dabei war Gonder durchaus nicht etwa sklavisch abhängig von seinen Lehrern. Das geht schon aus der Entwicklung seiner Stellung zum Spirochätenproblem hervor. In seiner Arbeit über die Spironemen der Fledermäuse (3) stand er noch ganz auf dem alten Schaudinn'schen Standpunkt und verfocht eifrig die Zugehörigkeit der ganzen Gruppe zu den Flagellaten. Schritt für Schritt rückte er dann, gewiß nicht ohne innere Kämpfe, von der Theorie des geliebten Lehrers ab und gelangte schließlich durch intensive eigene Forschung nach Auseinandersetzung mit Dobell, Gross und anderen Autoren zu der ganz selbständigen, gemäßigten und gewiß einwandsfreien Auffassung, daß die Spironemaceen eine selbständige Protistengruppe darstellen, deren Stellung zwischen Protozoen, Bakterien und

einzelligen Algen noch der Präzision bedarf. Wenn Gonder trotzdem auch in der Spirochätenfrage immer und immer wieder Schaudinn's Verdienste anerkennt, die zu leugnen auch auf diesem Gebiete nur Unverständnis fähig ist, so war das kein Schwören in verba magistri. Es handelt sich vielmehr um Äußerungen einer selbstbewußten und doch bescheidenen in sich gefestigten Persönlichkeit, die neidlos die Leistungen Größerer anerkennen kann, ohne sich etwas zu vergeben. Auch hierin zeigt sich die selbstlose vornehme Gesinnung Gonder's.

Verzeichnis der wissenschaftlichen Arbeiten Gonder's.

1) Beiträge zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei den in Cephalopoden schmarotzenden Infusorien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 5 1904.
2) *Achromaticus vesperuginis.* in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 24 1906.
3) Studien über die Spirochäten aus dem Blut von *Vesperugo kuhlii.* Ibid. Bd. 27 1907.
4) Atoxylversuche bei der Piroplasmose der Hunde. Ibid. 1907.
5) Spirochäten aus dem Darmtraktus von *Pinna: Spirochaeta pinnae* nov. spec. und *Spirochaeta hartmanni* nov. spec. Vorl. Mitteilung. in: Zentralbl. f. Bakt. u. Parasit. 1. Abt. (Orig.) Bd. 47 1908.
6) Die Stellung der Spirochäten unter den Protisten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der *Spirochaeta pinnae.* Ibid. Bd. 49 1909.
7) *Ityogonimus lorum* (Dujardin). Ibid. Bd. 53 1909.
8) Ein Parasit von *Colpoda cucullus.* in: Arch. f. Protistenk. Bd. 18 1909.
9) *Trypanosoma vespertilionis* (Battaglia). in: Zentralbl. f. Bakt. u. Parasit. 1. Abt. (Orig.) Bd. 53 1909.
10) On the Development of *Piroplasma* in different Organs. in: Ann. Transvaal Mus. Vol. 2 1910.
11) *Lamblia sanguinis* n. sp. (Gonder). in: Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1910.
12) Der Zeugungskreis von *Theileria parva,* dem Erreger des Küstenfiebers der Rinder in Afrika. Zusammenfassende Beschreibung. in: Zeitschr. f. Infektionskrankh. Parasit. Krankh. Hyg. Haustiere Bd. 8 1910.
13) On the Development of *Piroplasma parvum* (Protozoon) in the various Organs of Cattle. in: Trans. R. Soc. South Africa Vol. 2 1910.
14) Die Entwicklung von *Piroplasma parvum* in den Organen küstenfieberkranker Rinder in Afrika. in: Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1910.
15) *Theileria parva* und *Babesia mutans,* Küstenfieberparasit und Pseudoküstenfieberparasit (vergleichende Studie). I. Teil. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1911.
16) Die Entwicklung von *Theileria parva,* dem Erreger des Küstenfiebers der Rinder. I. Teil. Ibid. 1911.
17) Idem. II. Teil. Ibid. Bd. 22 1911.

18) The Development of *Theileria parva*, the Cause of East Coast Fever of Cattle in South Africa. in: Dept. Agric. Union South Africa Rep. Govern. Veter. Bacteriol. 1909/10.

19) Idem. in: I. Rep. Director Veter. Res. Pretoria 1911.

20) The Life-Cycle of *Theileria parva* — the Cause of East Coast Fever of Cattle in South Africa. Ibid. 1911.

21) Die Erreger einiger wichtiger Tierseuchen in Afrika. in: 42. Ber. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt 1911.

22) *Lamblia sanguinis* nov. spec. in: Ann. Transvaal Mus. Vol. 2 1911.

23) Untersuchungen über arzneifeste Mikroorganismen. I. *Trypanosoma lewisi*. in: Zentralbl. f. Bakt. u. Parasit. 1. Abt. (Orig.) Bd. 61 1911.

24) Idem. II. Können Spironemen (Spirochäten) arsenfest werden? Ibid. Bd. 62 1912.

25) Experimentelle Studien mit Trypanosomen und Spironemen (Spirochäten). in: Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exper. Ther. I. Teil (Orig.) Bd. 15 1912.

26) Schädigende Einflüsse auf Salvarsan und Arsenophenylglyzin. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 16 1912.

27) Spirochätenstudien. in: Zool. Jahrb. Suppl. 15 (Festschr. Spengel) Bd. 1 1912.

28) *Spirochaeta*. in: Handwörterbuch Naturw. Jena Bd. 9 1913.

29) Experimentelle Übertragung von Orientbeule auf Mäuse. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 16 1913.

30) Experimentelle Studien über *Spironema gallinarum* und *Spironema recurrentis*. in: Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exper. Ther. I. Teil (Orig.) Bd. 21 1914.

31) *Spironema* (*Spirochaeta*). in: Prowazek, Handb. d. pathogenen Protozoen, Leipzig, Bd. 2 1914.

32) Protozoenstudien. in: Paul Ehrlich, eine Darstellung seines wissenschaftlichen Wirkens, Festschrift zum 60. Geburtstage des Forschers, Jena 1914.

33) Kurze Übersicht über die zur Zeit chemotherapeutisch heilbaren oder günstig beeinflußbaren Infektionskrankheiten. Frankfurt 1914.

34) Versuche über Immunität bei *Spironema gallinarum*. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 18 1914.

35) Paul Ehrlich und die Tropenmedizin. Ibid. Bd. 19 1915.

36) Übertragung von *Haemoproteus columbae*. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 35 1915.

---

37) Gonder, R. u. v. Berenberg-Gossler; Untersuchungen über Malariaplasmodien der Affen. in: Malaria. Bd. 1 1908.

38) Gonder, R. u. H. Sieber: Experimentelle Untersuchungen über Trypanosomen. in: Zentralbl. f. Bakt. u. Parasit. 1. Abt. (Orig.) Bd. 49 1909.

39) Gonder, R. u. E. Rodenwaldt: Experimentelle Untersuchungen über Affenmalaria. Ibid. Bd. 54 1910.

40) Sieber, H. u. R. Gonder: Übertragung von *Trypanosoma equiperdum*. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 1916.

41) Ehrlich, P. u. R. Gonder: Experimentelle Chemotherapie. in: Prowazek, Handbuch der pathogenen Protozoen, Leipzig, Bd. 2 1914.

42) Ehrlich, P. und R. Gonder: Chemotherapie. in: Kolle, W. u. A. v. Wassermann, Handb. d. pathogenen Microorganismen Bd. 3. Jena 1914.

Besprechungen.

F. v. Wettstein: *Geosiphon*, eine neue interessante Siphonee. — Österr. bot. Zeitschr. Bd. 65 p. 145—156, mit Tafel 3 u. 4.

Was diesen Organismus interessant macht, ist die in ihm verkörperte Symbiose. Die Kenntnis der Symbiosen hat ja durch die Untersuchungen LAUTERBORN's, BUDER's, PRINGSHEIM's und des Ref. eine Ausbreitung erfahren, die zeigt, daß die üblichen Schulbeispiele in keiner Weise die realisierten Fälle erschöpfen. In unserem Falle liegt eine Endosymbiose vor! Die Wirtpflanze ist ein merkwürdiger Organismus, der allem Anscheine nach eine farblos gewordene Schlauchalge ist: große, makroskopisch sichtbare, keulige und dabei meist einseitswendige farblose Blasen, die einem gemeinsamen Rhizoidensystem, das einen durchgehenden Hauptstamm hat, aufsitzen. Während das Rhizoidsystem und die Basalteile der Blase mit vielkernigem Plasma erfüllt sind, ist das Plasma in den oberen Teilen der Blasen nur mehr in der Form einer strangartig zerteilten Wandauskleidung vorhanden. Interessant ist, daß im Plasma noch Pyrenoide nachgewiesen werden konnten; die Reduktion des CO_2-Assimilationsapparates ist noch nicht völlig geworden. Der Organismus sieht daher wie farblose Botrydien aus, die gemeinsame Rhizoiden haben.

In diesen Blasen lebt nun eine Blaualge, eine *Nostoc*-Art (*Nostoc symbioticum*); während das Rhizoidsystem und die Basalteile nur spärlich *Nostoc*-Fäden zeigen, sind die oberen Blasenteile mit dichten Massen erfüllt, so daß die eigentlich farblosen Blasen durch die *Nostoc*-Fäden dunkel gefärbt sind. Die Neuinfektion isolierter Blasen konnte nicht beobachtet werden, neu an Rhizoidencysten entstehende Blasen werden durch die verbindenden Rhizoidabschnitte hindurch infiziert. Die Symbiose scheint ziemlich fest geworden zu sein, es konnten keine *Nostoc*-freien Blasen, noch freilebender *Nostoc* beobachtet werden! Ob aber die dahingehenden Versuche des Verf. einwandfrei sind, steht noch aus: Es glückte ihm, diese doch heterotrophen Blasen auf anorganischer Lösung zu ziehen, sowie er auch angibt, daß die *Nostoc*-Kolonien aus den Blasen isoliert und in Nährlosung oder in Wasser gezogen „sofort“ abstarben. Ref. hat nicht den Eindruck, als ob diese Versuche genügend zahlreich oder methodisch

wie technisch einwandfrei sind. Das muß wohl einer spezielleren Untersuchung und nicht bloß gelegentlichen Versuchen überlassen bleiben!

Jedenfalls macht uns der Verf. mit einer neuen Form der Symbiose bekannt, die gewisse Ähnlichkeit mit dem Vorkommen von Blaualgen in Farnen und niederen Gymnospermen hat. Ref. möchte aber nicht hierbei an die Flechten denken, denn die Form der Flechtensymbiose ist morphologisch wie vielleicht auch physiologisch davon verschieden. Die Anfänge der Flechten liegen wo anders. Nicht unerwähnt mag bleiben, daß der von WETTSTEIN *Geosiphon* genannte Organismus, worauf auch WETTSTEIN verweist, allem Anscheine nach bereits KÜTZING vorgelegen und in dessen tab. phycol. abgebildet wird; das läßt uns doch vielleicht über die gewohnheitsmäßige Unterschätzung älterer Literatur nachdenklich machen.

Die Symbiose lebt terrestrisch, sie wurde vom Verf. auf Krautäckern in Ober-Österreich (Kremsmünster) gefunden. A. PASCHER.

Otto Suchlandt: Dinoflagellaten als Erreger von rotem Schnee. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. 34 (1916) p. 242—249, mit 1 Textfig. u. 1 Tafel.

Der gewöhnliche Erreger des „roten Schnees“ ist in unseren Breiten wie auch in den nördlichen Zonen die *Chlamydomonas nivalis* WILH. Aber schon 1914 hat MARIE TRAUNSTEINER eine ähnliche, wenn auch lokal mehr begrenzte Erscheinung aufzeigen können, die von einer Dinoflagellate bewirkt wurde. SUCHLANDT weist nun dieselbe Erscheinung als weiter verbreitet nach. Er fand am Davoser See lange gekrümmte Streifen im gefrorenen Schnee, der die Eisoberfläche bedeckte, die sich aus handgroßen roten Flecken zusammensetzten. Diese Flecken waren gebildet von einem *Glenodinium* (*Gl. pascheri* nov. spec.), mit zahlreichen Chromatophoren, das einen wechselnden Gehalt von Hämatochrom in charakteristischen, Wetzstein-artigen Ausscheidungen besaß. Der Organismus ist oligotherm, sein Optimum liegt bei 1—8° C, dabei vertragen die bei der Abkühlung sich bildenden Cysten Temperaturen bis — 18°. Die Teilung erfolgt, soweit beobachtet, im beweglichen Zustande. Der Verf. stellt eine ausführliche morphologisch-physiologische Behandlung in Aussicht, die vielleicht manches der merkwürdigen Lebensverhältnisse des pflanzlichen „Kryoplanktons“ erklärt. Es sei noch ausdrücklich auf die ganz vorzügliche photographische Aufnahme der roten Streifen verwiesen, die der Arbeit beigegeben ist. Bei dem fast völligen Mangel an authentischen Aufnahmen derartiger, auch physiognomisch auffallender Lebensformen verdient sie besondere Beachtung. Ref. wüßte nicht, daß irgendwo eine gleich vorzügliche (wenn überhaupt) Aufnahme der viel häufigeren Erscheinung des eigentlichen „roten Schnees“, verursacht durch *Chlamydomonas nivalis*, vorhanden sei. A. PASCHER.

B. Schröder: *Melosira roeseana* RABENH., eine „leuchtende Bacillariacee“. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. 34 (1916) p. 796.

Daß gewisse, einzellige Organismen — von den wirklich leuchtenden Organismen wie Bakterien, Dinoflagellaten usw. sei hier abgesehen — ein

Glänzen und Schimmern dadurch erzeugen, daß sie mittels ihres halbhohlkugelförmigen Chromatophoren einfallendes Licht reflektieren, das nur in bestimmtem Gesichtswinkel gesehen werden kann, ist bekannt. Hierher gehört *Chromulina rosanoffi*, in unseren Gewächshäusern und stillen Tümpeln — und dann auch das Protonema des bekannten Leuchtmooses *Schistostega*, dieses in den Vorkeimzellen „leuchtend". — SCHRÖDER gibt nun an, daß er ein gleiches Schimmern und Glänzen in Höhlen des Zobtenberges gesehen habe. Die „leuchtenden" Stellen waren reichlich besetzt von *Melosira roeseana*, das solche Standorte liebt. Neben den normal vegetativen zylindrischen Zellen waren auch zahlreiche kugelige Auxosporen vorhanden. Daneben kamen auch vereinzelt Desmidiaceen, Blaualgen und andere Diatomeen vor. Leider hat der Verf. gar keine Versuche gemacht, auch nicht näher geprüft, ob bei *M. roeseana* die physikalischen Bedingungen zu einer derartigen Erscheinung gegeben seien. Auffallend ist, daß die Alge bereits oft in großen Lagern beobachtet und keine derartigen Erscheinungen gesehen wurden. Verf. hat aber vielleicht recht, wenn er den nur gelegentlich massenhaft auftretenden Auxosporen die Ursache zuschreibt. Dem Ref. will nicht recht eingehen, wie braune Organismen samtgrünes Licht reflektieren sollen; die Farbstoffe der Diatomeen sind schon bei der nahen Verwandtschaft der Diatomeen mit den Chrysomonaden kaum sehr verschieden von denen letzterer — *Chromulina rosanoffi* „leuchtet", wie jeder weiß, „goldbraun". So möchte Ref. doch meinen, daß der mit voller Bestimmtheit gegebene Arbeitstitel eigentlich durch die Tatsachen materiell nicht ganz gerechtfertigt erscheint, wenn SCHRÖDER gewiß auch das Verdienst zukommt, auf einen immerhin sehr wahrscheinlichen, aber noch genau zu überprüfenden Fall der interessanten Erscheinung der Lichtreflexion bei niederen Organismen hingewiesen zu haben. A. PASCHER.

Ernst G. Pringsheim: Die Kultur von *Paramaecium bursaria*. Biol. Centralbl. Bd. 35 1915 S. 375—79. Selbstbesprechung.

Die Auffassung, daß Zoochlorellen führende Tiere von ihren algenartigen Insassen nicht nur Sauerstoff, sondern auch organische Stoffe beziehen, wurde schon wiederholt durch Kulturversuche zu erhärten versucht. Als sicher bewiesen konnte sie meiner Meinung nach aber nur gelten, wenn es gelang, die betreffenden Tiere unter Ausschluß aller fremden autotrophen Organismen in einer Nährlösung dauernd zur Vermehrung zu bringen, die keine organischen Stoffe enthielt. Es galt also vor allem die fremden Algen loszuwerden, die sich sonst in der Nährsalzlösung vermehrt und Nahrungsstoffe für die Versuchstiere gebildet hätten. Dies gelang zuerst mit dem Zoochlorellaten *Paramaecium bursaria*. Mit sterilen Kapillarpipetten wurden einzelne Paramäcien unter dem Mikroskop immer wieder in frische sterile Algennährlösung übertragen bis die relative Reinkultur, d. h. der Ausschluß aller chrorophyllführenden fremden Organismen gelungen war. Die Vermehrung der grünen Infusorien war reichlich, so daß nach einigen Wochen schon hunderte von Paramäcien in den Kulturkölbchen herumschwammen. Durch weitere Übertragung konnten die Zuchten jetzt schon fast zwei Jahre lang unter sicher autotrophen

Bedingungen erhalten werden. Auch in demselben Kolben halten sie sich viele Monate lang am Leben, so daß an der Ernährung der Infusorien durch die Algen nicht gezweifelt werden kann. Auffallend ist die neuerdings festgestellte lange Lebensfähigkeit in einer solchen Kultur, auch wenn sie nachträglich ins Dunkle gestellt wird, ohne daß dabei die grünen Algen verschwunden wären. Man darf daraus schließen, daß die Zoochlorellen nicht verdaut werden, sondern durch Abgabe organischer Stoffe ihre Wirte ernähren.

M. Hartmann: Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. D. Zool. Ges. Freiburg p. 45—50 (1914).

O. Renner: Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralbl. Bd. 36 p. 337—374 (1916).

H. Kylin: Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) Ag. nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. III. Zur Frage des Generationswechsels der Algen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8 p. 570—586 (1916).

J. Buder: Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreiche. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. 34 p. 559—576 (1916). (Ausführlicher auch in: Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatsh. f. naturw. Unterricht Bd. 9. Sep. 47 S. (1916).)

Es ist recht charakteristisch und spricht für eine Berechtigung der Kritik an der modernen Fassung des „Generationswechsel"-Begriffes, daß 4 Autoren unabhängig voneinander zu der Überzeugung gekommen sind, die von den höheren Pflanzen aus auf die niederen übergeleitete Gleichsetzung eines morphologischen und eines karyologischen Wechsels innerhalb einer Ontogenese sei zu verwerfen. In diese Zeitschrift gehört allein das, was die Verf. über „Protisten" dabei bringen, d. h. also, da ja nur mit Sexualität begabte Organismen in Frage kommen, über Protozoen, Chlorophyceen, Conjugaten, Diatomeen und Phycomyceten.

Ein eigentümlicher Zufall will es, daß die drei botanischen Autoren zur Bezeichnung des karyologischen Wechsels das Wort „Phasenwechsel" vorschlagen. Die Bildung „lag eben in der Luft", denn auch von anderer Seite, darunter auch vom Ref., ist gelegentlich anstatt von diploider oder haploider „Generation" nur von einer diploiden oder haploiden „Phase" gesprochen.

Hartmann geht von seinem Arbeitsgebiet, nämlich den Forschungen an Protozoen aus. Er macht darauf aufmerksam, daß, cytologisch gesehen, durchweg die Organismen diploid sind und eigentlich nur *Opalina* (außer etwaigen haploiden parthenogenetischen Tieren) ein tierischer Organismus mit wenigstens 5—6 haploiden Zellgenerationen ist. Sonst sind die Haploidzellen auf die Gameten beschränkt, die Chromosomenreduktion folgt also nicht, wie noch bei den pflanzlichen Protisten, unmittelbar der Befruchtung. Von einem morphologisch zu charakterisierenden Generationswechsel, der gleichzeitig karyologisch „definiert" werden kann, dürfte man eigentlich da nicht sprechen, wo die eine Generation nur auf eine Zelle beschränkt

ist. „Die Reduktionsvorgänge scheinen an der Stelle, an der sie einmal zur Ausbildung gelangt sind, mit großer Zähigkeit festgehalten zu werden, sehr wenig mutabel zu sein“, so z. B. auch bei den pennaten Diatomeen, die sich ganz wie die tierischen Organismen verhalten und unter den Protophyten eine Ausnahmestellung zeigen.

Trotz alledem möchte HARTMANN auch bei den Protisten bereits von einem Generationswechsel sprechen; nur ist er hier zunächst fakultativ und labil und in reichem Maße von Außenbedingungen abhängig, wie KLEBS' Forschungen an niederen Algen und des Verf. unveröffentlichte Studien bei *Stephanosphaera* beweisen. Bei reiner Hologamie wie bei der haploiden *Spirogyra* oder der diploiden *Amoeba diploidea* freilich darf ein Generationswechsel noch nicht gesehen werden, da nach Verf. hier noch „keine Fortpflanzung, sondern nur eine Befruchtung“ existiert. Aber der alte seit CHAMISSO'S und STEENSTRUP'S Tagen geschaffene Begriff, um „jeden periodischen oder auch unregelmäßigen Wechsel zwischen einer geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation und einer oder mehreren ungeschlechtlichen“ auszudrücken, hat nach dem Autor doch da durchaus schon seine Berechtigung, wo „die Befruchtung sich mit besonderen Vermehrungsvorgängen kombiniert und die Gameten nicht mehr gewöhnliche vegetative Individuen, sondern kleinere Fortpflanzungskörper darstellen, gleichgültig, ob dieselben aus rasch aufeinanderfolgenden Zweiteilungen, oder aus einer Vielfachteilung hervorgehen“. Derartige „multiple Vermehrung“ kann nun beliebig neben der gewöhnlichen Zweiteilung sich zeigen (gewisse Amöben und Trypanosomen) oder sie kann an bestimmter Stelle fixiert werden. Die Abkömmlinge können „Agameten“ oder „Gameten“ sein und beide Arten von Vermehrungszellen ungehindert nebeneinander auftreten. Damit hätten wir also den obengenannten primären oder fakultativen Generationswechsel. — Einen Schritt weiter sind die Foraminiferen und Sporozoen gegangen: hier ist der Generationswechsel bereits obligatorisch geworden und Verf. erläutert dies eingehend an einigen Beispielen. Es ist von Interesse, daß unter den Protophyten sich — ganz unbeschadet der verschiedenen karyologischen Wertigkeit: hier haploid, dort diploid — die beiden gleichen Stadien zeigen. Der „fakultative Generationswechsel“ findet sich z. B. bei *Chlamydomonas*, der „obligatorische“ bereits bei *Coleochaete* und *Oedogonium*, da bei ersterer 2 deutlich unterschiedene Glieder vorhanden sind und bei letzterem wenigstens die aus den Androsporen (Spermatozoidmutterzellen) hervorgehenden „Zwergmännchen“, welche dann erst die Spermatozoen erzeugen, Selbständigkeit erlangt haben.

Die weiteren Ausblicke über Phäo- und Rhodophyceen gehören nicht mehr in unser Referat. Aber soviel sei doch noch gesagt, daß bei ihnen aus dem „obligatorischen, homologen Generationswechsel“ ein „obligatorisch antithetischer“ entstanden ist. Hier wird dann erst mit dem Wechsel der Generation auch korrelativ die Chromosomenreduktion verknüpft.

RENNER verbindet ähnliche Betrachtungen mit dem Versuche einer Reform in der Nomenklatur der gerade bei den „niederen“ Pflanzenklassen oft so vielgestaltigen Vermehrungszellen.

Alle Keimzellen der diploiden Phase nennt er Gonosporen, die der haploiden Gonidien, sofern sie „fakultative Fortpflanzungszellen“

sind und ohne weiteres ausscheiden können, **G a m e t e n**, sofern sie „obligate“ darstellen. Die Gonosporen pflegen, brauchen aber durchaus nicht immer, zu vieren aus einem „Gonotokonten“ (LOTSY) hervorzugehen. Die Gonidien werden als „Ektogonidien“ (z. B. die „Conidien“ von *Albugo*) oder „Entogonidien“ (z. B. die „Sporen“ bei *Mucor*) ausgebildet.

Wie der Kernphasenwechsel im einzelnen sich eingestellt hat, wissen wir nicht. Wir wissen z. B. nicht, warum bei den pennaten Diatomeen die Reduktionsteilung progam, bei den zentrischen metagam geworden ist. Ein Generationswechsel ist hier trotz der ausgeprägten Kernphasen sicherlich nicht vorhanden. Die allerrudimentärste Form einer Herstellung der Diploidphase, eine Verdoppelung des Chromatinbestandes, eine „Diplose“ liegt bei dem nicht in unsere Pflanzenklassen fallenden Basidiomyceten *Hypochnus* vor. „Apodiplose“ wäre aber dasselbe wie Apogamie. Innerhalb dieser unterscheidet RENNER zwischen **P a r t h e n o g e n e s i s**, bei der der Generationswechsel ganz unberührt bleibt und die auch beim Fehlen eines solchen eintreten kann (*Spirogyra*) und **A p o g a m e t i e**, die nur bei ausgebildetem Generationswechsel möglich ist.

Unsere pflanzlichen Protisten haben nun, genau wie das HARTMANN meint, sicherlich keinen Generationswechsel im HOFMEISTER'schen Sinne. Meist ist die Diplophase auf eine einzige Zelle, die „Zygote“ beschränkt. Nur die pennaten Diatomeen, wenn wir von den Myxomyceten hier absehen, machen eine Ausnahme. Eine Zygote, die aber unmittelbar in den Gonotokonten sich umwandelt, also die Reduktionsteilung folgen läßt, nennt Verf. eine **T o k o z y g o t e**. Von den 4 Gonocyten kann zuweilen ja nur eine wie bei *Spirogyra* oder 2 wie bei den Desmidiaceen sich tatsächlich ausbilden.

Von einem rein morphologisch zu definierenden Generationswechsel kann man unter den pflanzlichen Protisten sprechen bei *Coleochaete*, und *Oedogonium*, also da wo HARTMANN seinen obligaten homologen Generationswechselbegriff aufstellte. Ein Generationswechsel ist eben nur „da vorhanden, wo außer der Zygote mindestens eine zweite obligate Keimzellenform, eine echte Sporenform, vorhanden ist, **d i e n i c h t u n m i t t e l b a r b e i d e r K e i m u n g d e r Z y g o t e e n t s t e h t** (von mir gesperrt). Eine Generation ist ein von zwei **v e r s c h i e d e n e n o b l i g a t e n** Keimzellformen eingefaßter Entwicklungsausschnitt, der einigermaßen ansehnliches vegetatives Wachstum zeigt. . . . Ein Generationswechsel fehlt, wo Sporen ganz fehlen oder wo zwischen der Zygote und den Sporen kein vegetatives Stadium liegt“.

Wenn in der Praxis aus historischen Gründen zuweilen die Zygote selbst „Spore“ genannt wird, so ist das entschieden zu verurteilen. RENNER schlägt dafür „Cyste“ vor. Er spricht also nicht mehr von den Zygo- und Oosporen der älteren Mykologen, sondern von **Z y g o -** und **O o c y s t e n**. Cyste ist dabei jede keimfähige Ruhezelle mit derber Membran; so kann man auch von **P a r t h e n o c y s t e n** statt von Parthenosporen (*Spirogyra*) sprechen.

G a r nichts mit Sporen haben endlich die „Auxosporen“ der Diatomeen zu tun: Verf. nennt sie einfach „Auxocyten“. Sie entstehen bei den pennaten Formen als Zygoten resp. parthenogenetisch, bei den zentrischen ganz ohne Zusammenhang mit der Gametenbildung. Die bei den letzt-

genannten als „Microsporen“ bezeichneten Zellen sind wahrscheinlich einfach Gameten und dann darf man sie auch nicht länger als Sporen bezeichnen.

KYLIN kommt vom Studium der Florideen her zu einer Verwerfung der Gleichsetzung von Generations- und Phasenwechsel. Von Gewächsen, die in unser Referat gehören, wählt er ähnlich wie das die vorigen Autoren taten, als Typen *Chlamydomonas*, *Oedogonium*, *Coleochaete* und *Spirogyra*. Bei *Chlamydomonas* sieht er 2 Generationen, eine zoosporenbildende und eine geschlechtliche, „und da die letztere ein Glied im Zyklus eines Generationswechsels darstellt, nenne ich sie einen Gametophyten“. Ebenso unterscheidet er bei *Oedogonium* und *Coleochaete* innerhalb der haploiden Phase 2 Generationen, von denen die erste 4 resp. 8 Zoosporen bildet, die zweite die Gameten hervorbringt und ihm daher wieder Gametophyt heißt. Man sieht: die Begrenzung der „Generation“ wird anders als bei HARTMANN oder RENNER durchgeführt. *Spirogyra* unterscheidet sich nach KYLIN von der genannten durch den Verlust der zoosporenbildenden „Generation“ gleich nach der Reduktionsteilung der Zygote, „die Generation, welche übrig geblieben ist, entspricht dem Gametophyten der vorher besprochenen Algen, da sie aber kein Glied im Zyklus eines Generationswechsels darstellt, nenne ich sie nicht einen Gametophyten“.

Die oben gesperrt gedruckten Worte bei der RENNER'schen Definition des Generationswechsels zeigen uns ja klar den Unterschied gegenüber KYLIN's Fassung.

Endlich protestiert auch BUDER gegen Übertragung des alten HOFMEISTER'schen Generationswechsels auf die Protisten. Er schlägt ebenfalls, wie wir hörten, das Wort „Phasenwechsel“ als Ersatz vor, um die karyologischen Differenzen hervorzuheben. Er spricht überall von Generationswechsel bei einer „periodischen Wiederholung von verschiedenen Entwicklungsabschnitten, die durch einen Fortpflanzungsakt begrenzt werden. Die Art der Fortpflanzungsmittel kommt als differentia specifica erst in zweiter Linie“. Als Unterschied gegenüber RENNER hebt er hervor, daß dieser den als Generation bezeichneten Entwicklungsabschnitt von 2 „obligaten Keimzellen“ begrenzt sein läßt. Für die uns hier allein interessierenden Protisten würden sich aber die Definitionen von RENNER und BUDER in praxi decken.

BUDER wählt seine Beispiele im allgemeinen von Gewächsen, die hier nicht zu besprechen sind. Unter den Protisten nennt er die Diatomeen besonders, um den „Generationswechsel“ der extremen Cytologen ad absurdum zu führen. Müßte doch die vegetative Zelle bei den Pennatae hier zur diploiden „Generation“, bei den Centricae zur haploiden gehören. Trotzdem stimmen sie morphologisch überein. Verwiesen sei noch auf die vielleicht ganz praktischen Symbole, mit denen BUDER den einzelnen Organismus in bezug auf Generations-, Phasen- und Gestaltswechsel charakterisiert. G. TISCHLER (Braunschweig).

M. L. Merriman: Nuclear division of *Spirogyra*. II. Nuclear division in *S. bellis*: Bot. Gaz. Vol. 61 p. 311—324 pl. 18—20 (1916).

Ref. muß gestehen, daß er die Resultate, zu denen die Verf. kommt, noch schlecht in unser sonstiges Wissen von der Karyokinese bei *Spirogyra*

einzuordnen vermag. Aber die Verf. sagt selbst, bei der von ihr studierten Species wären Differenzen durchgreifenderer Natur zu beobachten. Und jedenfalls verdient der Versuch Anerkennung, überall das Fortschreiten der Mitose im Leben mit fixiertem Material zu vergleichen.

Der sonderbare „Chromatinnucleolus", über den schon so viel geschrieben ist, verhält sich bei *Spirogyra bellis* nach den Angaben der Verf. in der Tat sehr eigenartig. Sie nennt ihn übrigens, um einen indifferenten Ausdruck zu wählen, Zentralkörper. Er wird in den Prophasen der Teilung zu einer Scheibe, die, unregelmäßig nach außen begrenzt und mit „amöboiden Fortsätzen" versehen, auf lebhafte Stoffwechselvorgänge mit dem umgebenden Karyoplasma schließen läßt. Lebend erscheint die Scheibe homogen, ohne Struktur, fixiert zeigen sich besondere chromatische Ansammlungen, die aber nicht die Chromosomen darstellen; die tiefer gefärbten sollen aus dem peripheren Karyoplasma, die weniger tief gefärbten aus dem sich auflösenden Zentralkörper herstammen. Während der scheibenförmige Körper immer mehr Zylinderform annimmt, differenzieren sich die tiefergefärbten chromatischen Ansammlungen zu chromosomenähnlichen Gebilden. Im Durchschnitt zählte Verf. hier deren 14. Dazwischen liegen andere chromatische Massen, die Verf. als Reservematerial aus dem miteinander verschmolzenen Karyoplasma und Zentralkörpersubstanz auffaßt. Die „Chromosomen" ordnen sich in einer Äquatorialzone an. Die Substanz der Kernteilungsfigur wird dann vom Äquator aus verdünnt und in dem gleichen Maße scheinen die Chromosomen nach einer Teilung, bei der aber keineswegs eine Längsspaltung zu erkennen war, zu den Polen zu wandern. Gleichzeitig häuft sich hier die amalgamierte Kern-Centralkörpermasse an. Irgendwelche morphologischen Einheiten ließen sich bei dieser „Wanderung" aber nicht erkennen, und Verf. ist daher im Zweifel, ob und wo sie hier die Chromosomengrenzen sehen darf. An den Polen angekommen, scheinen sie mit Material aus dem Cytoplasma zu verschmelzen, das auch in Form von Scheiben zu den wieder scheibenförmig gewordenen „Tochterkernen" tritt.

Und diese Beobachtung, deren Tragweite dem Ref. noch nicht recht einleuchten will, benutzt die Verf. zu recht weitgehenden Spekulationen. „It cannot be said that the material of the mother nucleus is equally divided between the two daughter nuclei, for all of the material in the two nuclei is not from the mother nucleus". Und andererseits trete ja Substanz aus dem Mutterkern ins Plasma. Wenn Verf. daraus nun schließen würde, daß bei einer Karyokinese sich starke Stoffwechselvorgänge zwischen Kern und Cytoplasma abspielen, so wird dem wohl jeder beistimmen. Aber sie folgert weiter, „it would appear that Spirogyra lends support to the views of those who believe that the chromosomes are not the sole containers of hereditary substances".

Wir glauben berechtigt zu sein, die Chromosomen als Träger der „Gene" aufzufassen und der Verf. Beobachtungen vermögen weder dafür noch dagegen zu sprechen. Daß daneben auch Stoffe aus dem Cytoplasma bei der Rekonstruktion der Tochterkerne in diese einbezogen werden, beweist nach Ansicht des Ref. gleichfalls nur, daß unmittelbar nach dem Ankommen an den Polen ein starkes Wachstum einsetzt, bei dem auch „kernfreie" Teile „amalgamiert" werden.

Ref. möchte schließlich noch erwähnen, daß Verf. für *Spirogyra dubia* 5 Chromosomen und *Spirogyra ternata* gar nur 4 zählte. Das wären sehr niedrige Zahlen, und es ist interessant, auf die Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl achtzugeben, die innerhalb der Gattung von den verschiedenen Autoren beschrieben sind und die Ref. kürzlich in Progr. rei bot. Bd. V (1915) zusammengestellt hat. G. TISCHLER (Braunschweig).

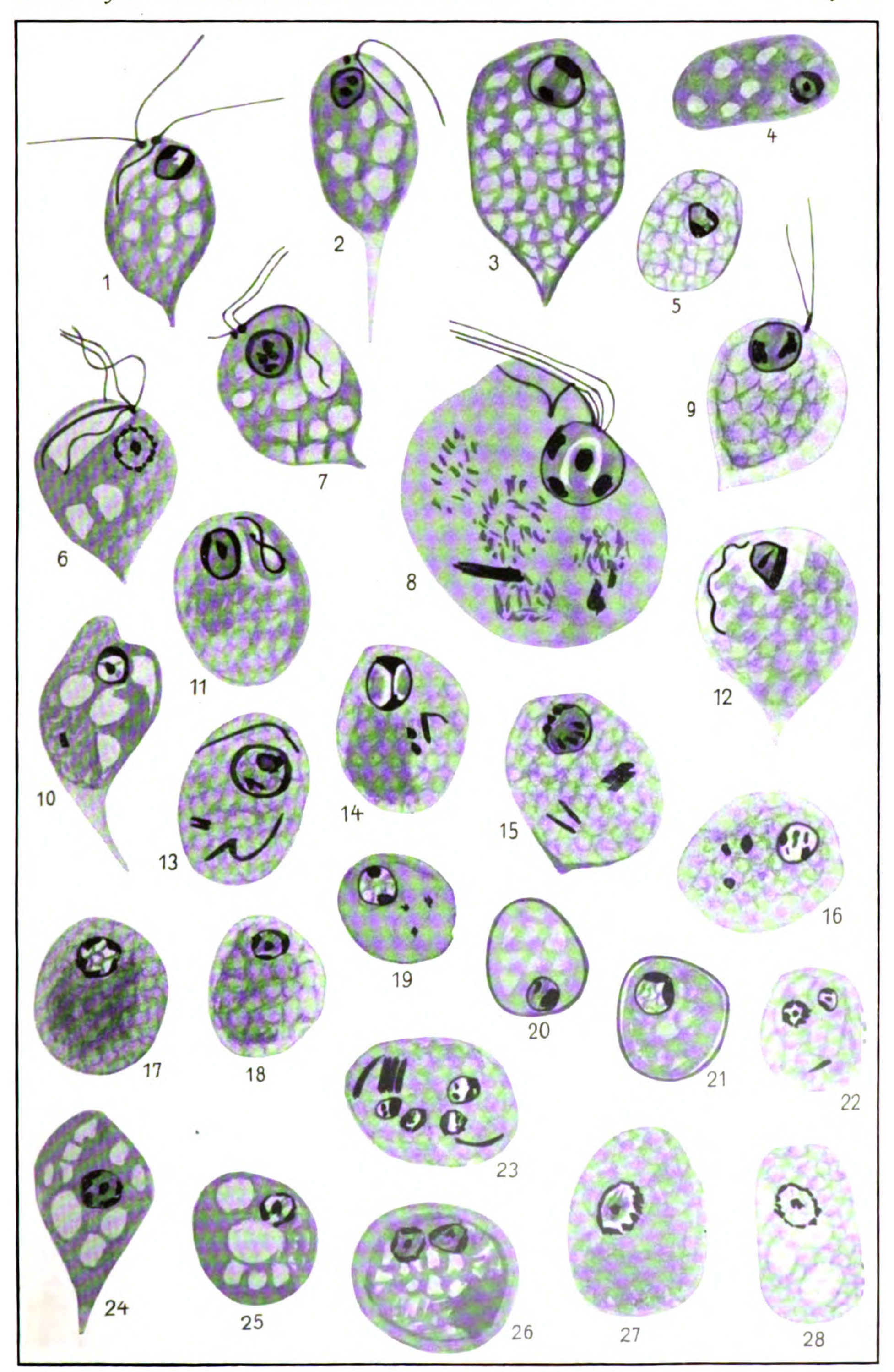
W. Rytz: Über *Synchytrium*, eine Gruppe einfachster, gallenerzeugender Pilze. Mitteil. Naturf. Gesellsch. Bern (1916). Sep. 4 S.

In dieser „Vorl. Mitteil." über seine Studien an *Synchytrium* macht Verf. auch einige den Cytologen interessierende Angaben. Für die Bildung der Schwärmsporen war nämlich von verschiedenen Seiten angegeben worden, daß unzweifelhafte Amitosen und späterhin folgend wieder Mitosen vorhanden sind.

Das wäre natürlich in höchstem Grade von prinzipieller Bedeutung gewesen, da wir sonst wohl von der Unmöglichkeit überzeugt sind, auf amitotischem Wege entstandene Kerne wieder mitotisch sich teilen zu sehen. Verf. glaubt nun für *Synchytrium taraxaci* einwandfrei festgestellt zu haben, daß tatsächlich nur Mitosen vorkommen. Die aus dem großen „primären" Kern hervorgehenden „sekundären" Kerne sind zunächst immer in regelmäßiger Anzahl, nämlich zu 2, 4, 8, 16, 32 ... vorhanden. Und anfangs sind alle Nuclei auch gleichgroß. Wo später ungleichgroße angetroffen werden, deutet dies auf stattgehabte sekundäre Veränderungen hin. Häufig scheinen auch die Fixierungsflüssigkeiten auf die Kerngröße verändernd einzuwirken. Eine ausführliche mit Figuren versehene Arbeit wird in Aussicht gestellt.

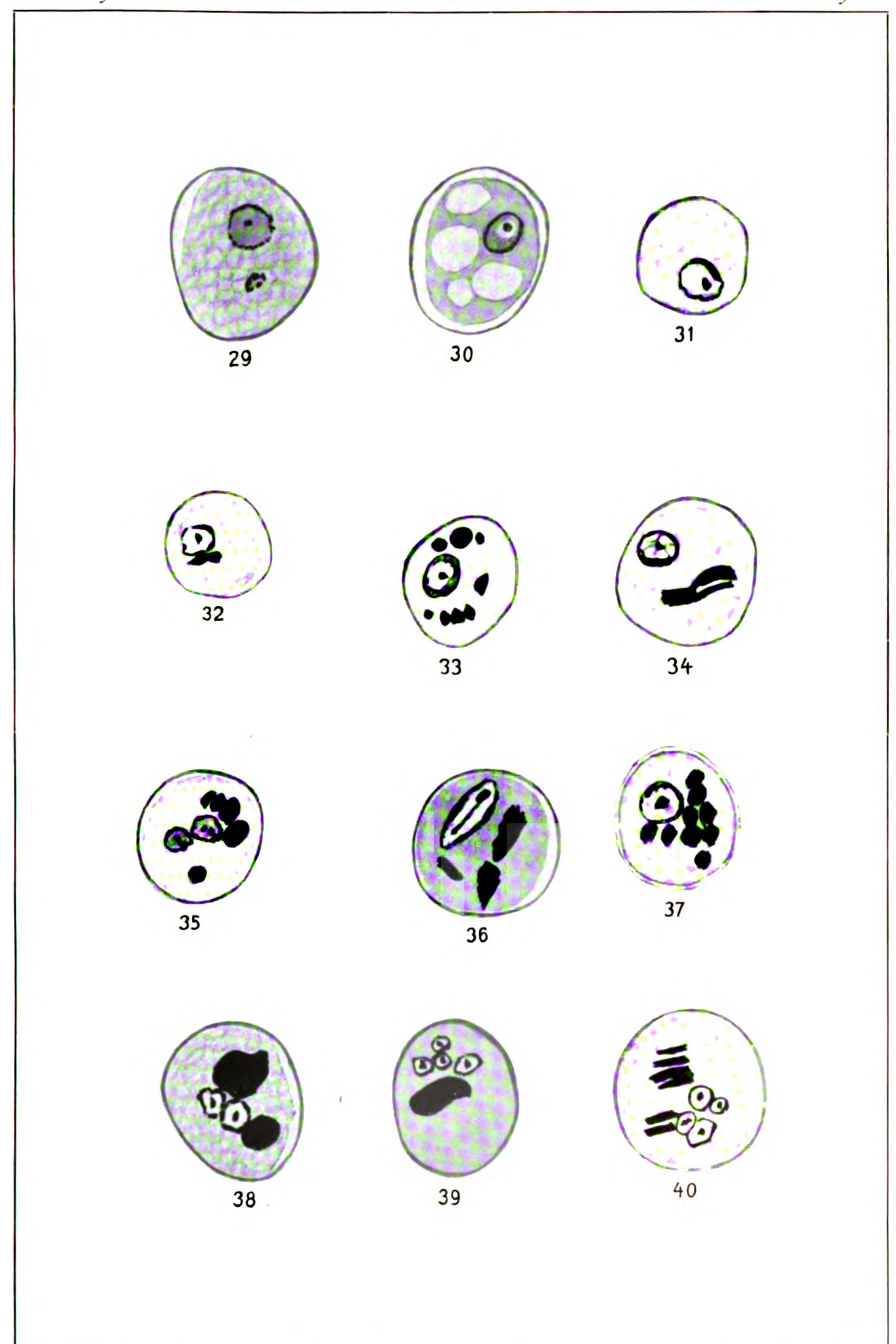
Verf. hat fernerhin die Beeinflussung der Wirtspflanze cytologisch studiert. Im Gegensatz zu Kusano und Bally stellte er fest, daß die Parasiten nur in Epidermiszellen, nicht außerdem noch durch die Spaltöffnungen und Atemhöhle in hypodermales Gewebe einzudringen vermögen. Je nachdem die „Wirtszelle" allein oder in Verbindung mit den benachbarten Zellen durch die Infektion vergrößert wird oder nicht und je nachdem noch dazu Zellteilungen angeregt werden, unterscheidet Verf. verschiedene „Stufen" in der Beeinflussung der Nährpflanze. Man wolle dies im Original einsehen.

Was Wirtswahl und Spezialisation der Synchytrien anlangt, so gibt Verf. nur ein Résumé über die vorhandenen Beobachtungen anderer Autoren. Experimentell ist eine Spezialisierung allein von LÜDI für *Synchytrium taraxaci* nachgewiesen worden. G. TISCHLER (Braunschweig).

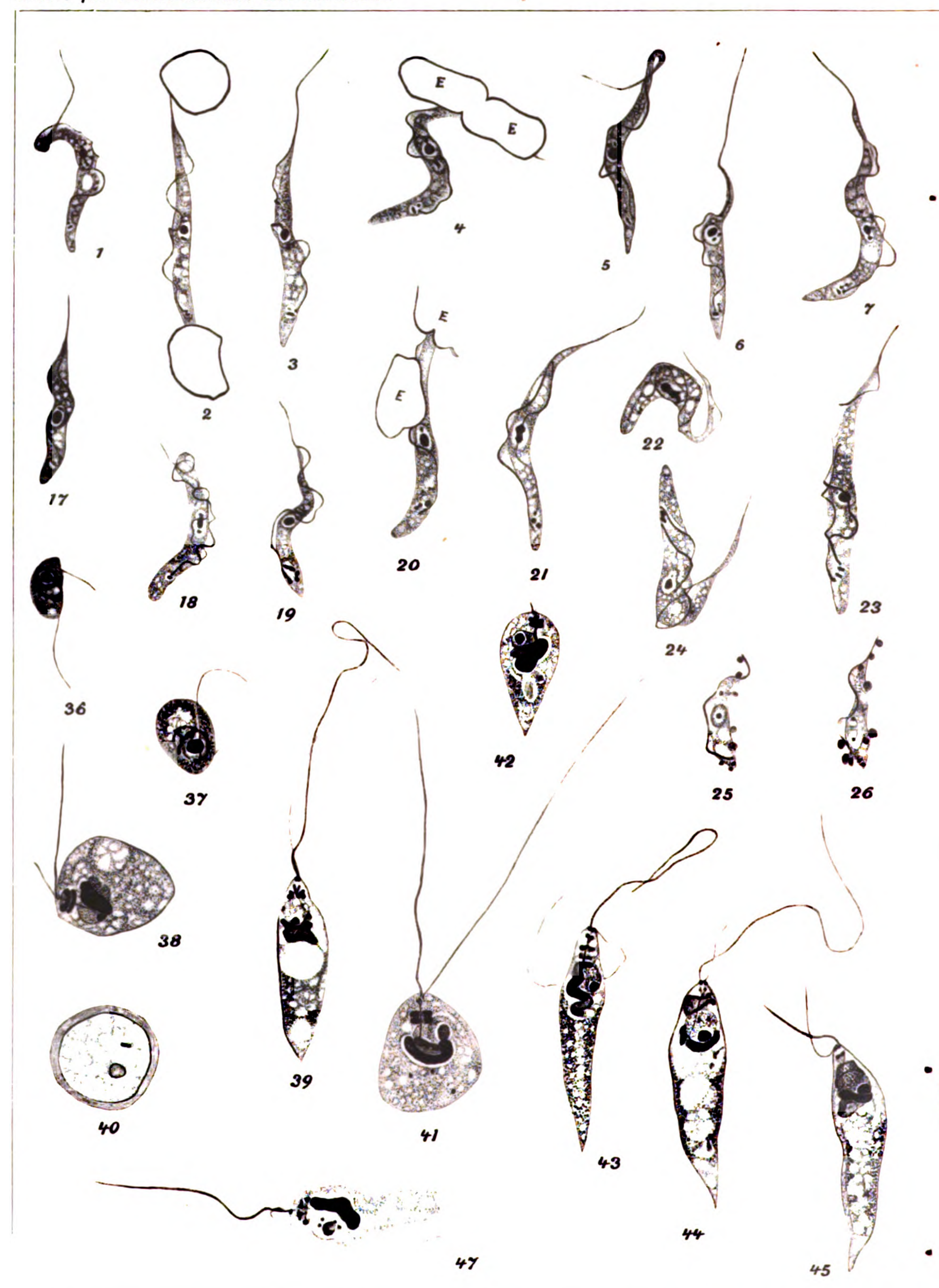


Swellengrebel.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

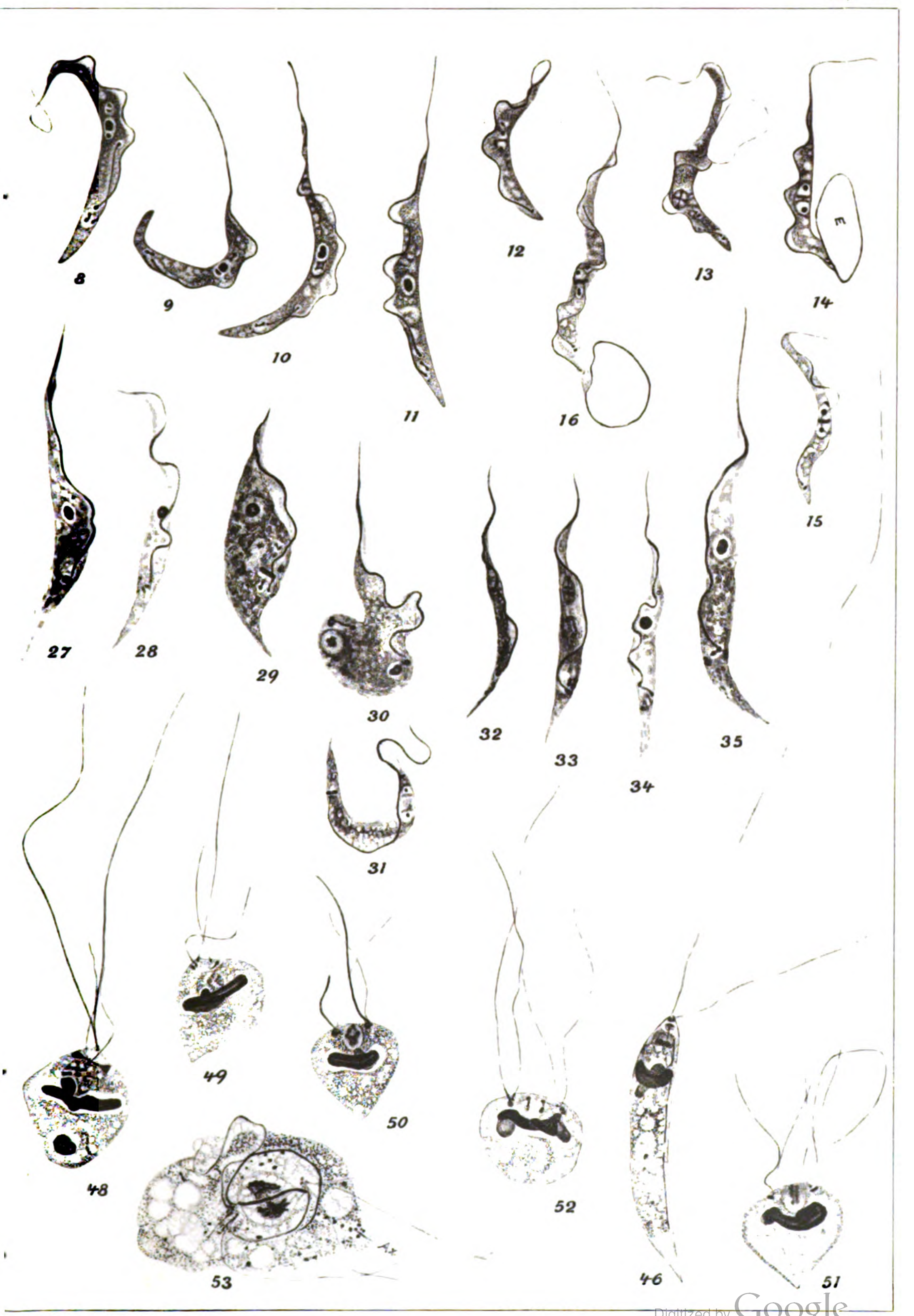


Swellengrebel. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

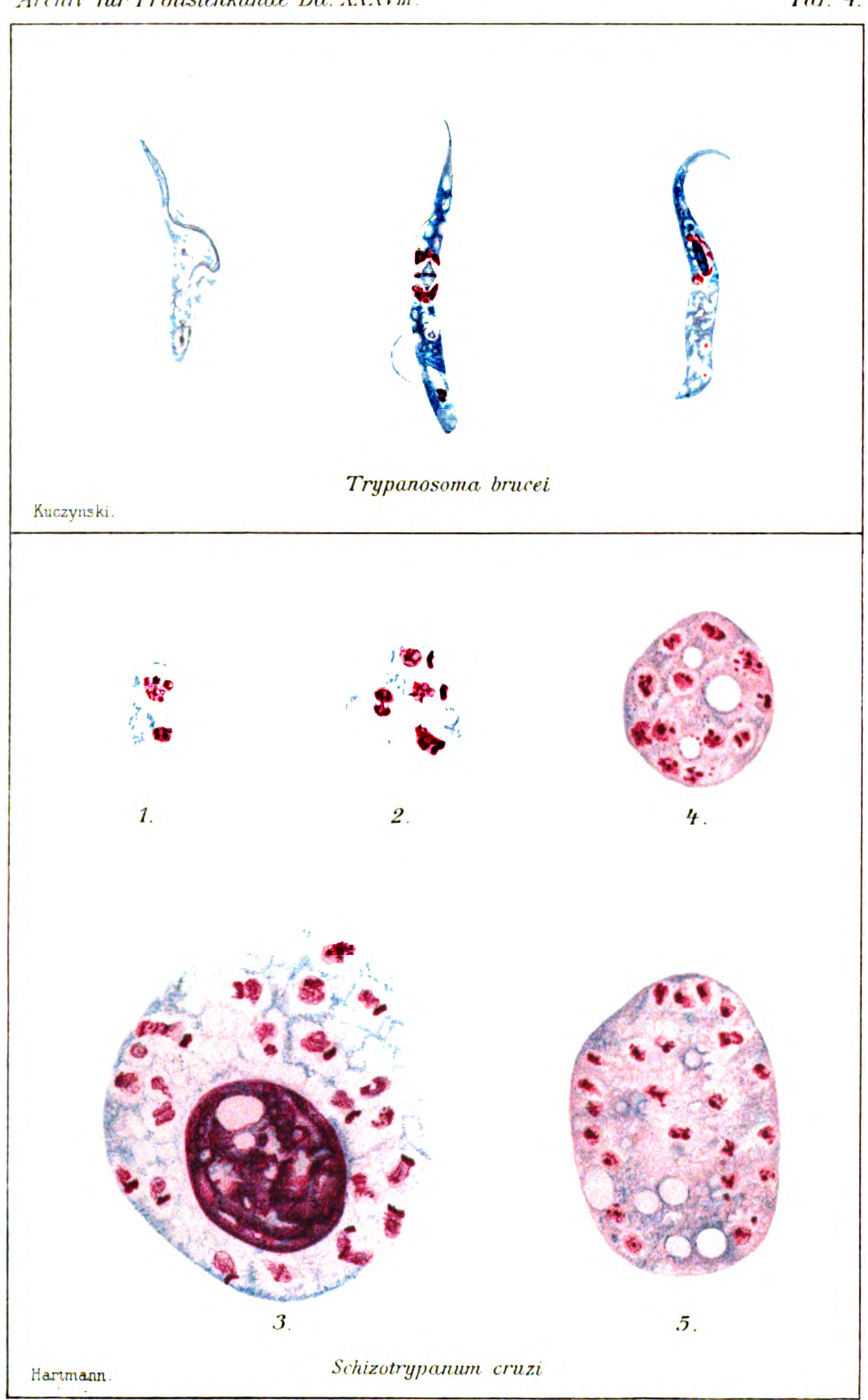


Kuczynski

Verlag von Gustav Fisch



Fischer in Jena. J. B. Obernetter, München, repr.



Trypanosoma brucei

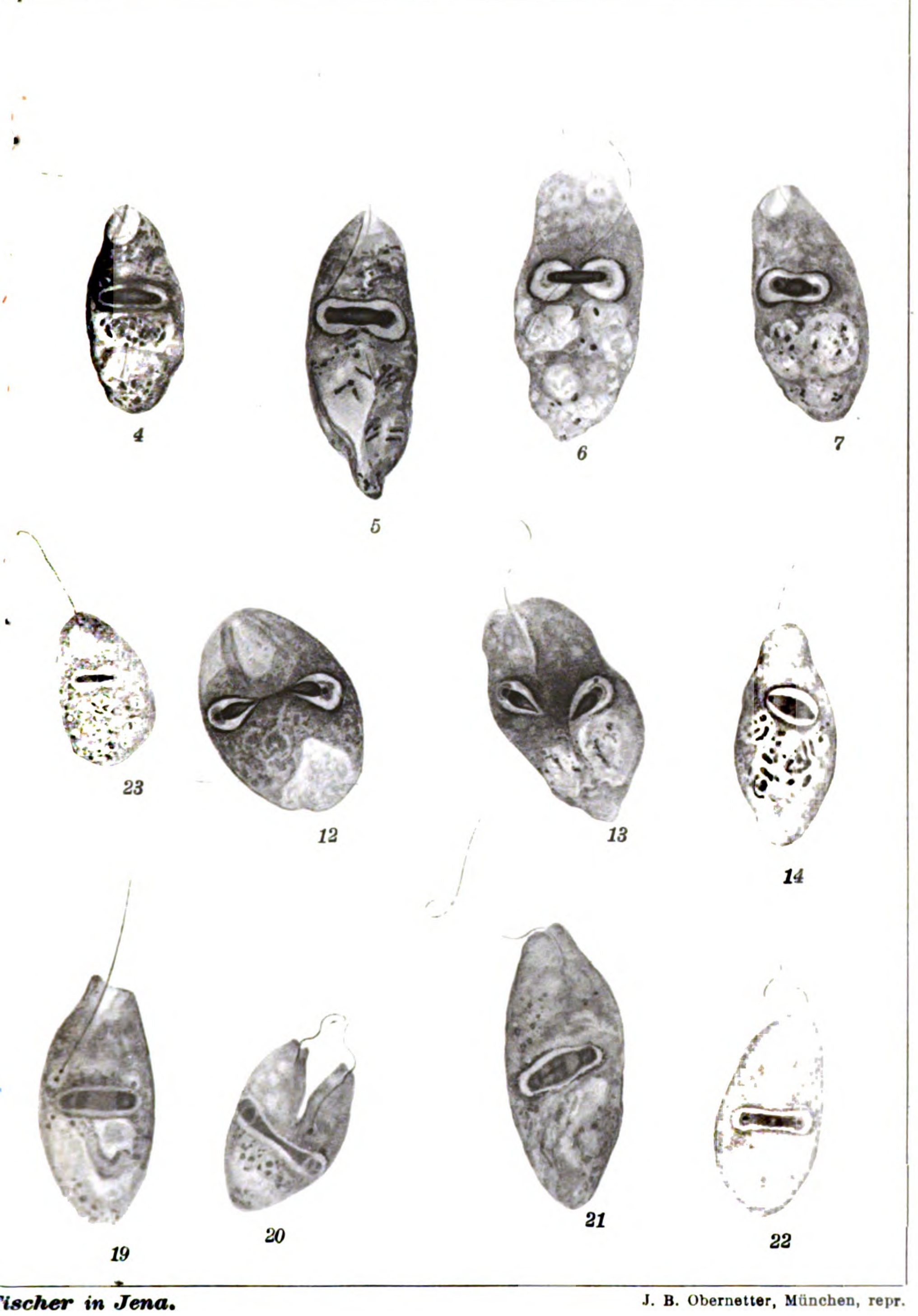
Schizotrypanum cruzi

Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



Krause und Schüssler.

Verlag von Gustav F



ischer in Jena.
J. B. Obernetter, München, repr.

Untersuchungen über *Lymphocystis* WOODC.

Von

H. Joseph (Wien).

(Hierzu Tafel 6—10.)

Im Oktober dieses Jahres erfüllt sich ein Vierteljahrhundert, seit ich als junger Hörer der Medizin, zum erstenmal dem Vortrag B. HATSCHEK's lauschend, sofort unentrinnbar und gern in den Bannkreis dieser wissenschaftlich und menschlich gleich hervorragenden Persönlichkeit geriet. Ich habe diesen Kreis seither nicht mehr verlassen und hatte das besondere Glück, diese 25 Jahre — mit einer kurzen Unterbrechung 1896 bis 1898 — dem jeweilig von HATSCHEK geleiteten Institut (Prag und Wien) anzugehören. Was ich in dieser Zeit an wissenschaftlicher Anregung, persönlicher Förderung und Möglichkeit freier Betätigung empfangen habe, kann unmöglich hier erörtert werden, aber ich kann dieses für mich so bedeutungsvolle Datum nicht vorübergehen lassen, ohne in wärmster Dankbarkeit und Ergebenheit meines Lehrers zu gedenken und ihm als kleines Zeichen dessen die nachfolgende Abhandlung zuzueignen.

Februar 1917.

Inhaltsverzeichnis.



1. Vorbemerkung.

Während ich mit dem Abschluß des handschriftlichen Textes nachstehender Abhandlung beschäftigt und nur ein paar noch erforderliche Mikrophotogramme anzufertigen und die Tafelanordnung durchzuführen war, wandte ich mich mit einem Brief an den Herausgeber dieses Archivs, Herrn Prof. M. Hartmann. Unter Mitteilung der wesentlichen Ergebnisse — Streichung der *Lymphocystis* als selbständiger protozoischer Organismus und Ableitung derselben aus veränderten Gewebszellen — richtete ich an ihn das Ersuchen um Aufnahme meiner Arbeit trotz ihres in protozoologischer Hinsicht rein negativen Inhaltes. In seiner zustimmenden Antwort machte mich Prof. Hartmann auf eine 1914 erschienene Mitteilung von R. Weissenberg [1]) aufmerksam, der zu dem gleichen Resultat gekommen sei. Ich muß leider gestehen, daß diese wichtige Arbeit meiner Aufmerksamkeit völlig entgangen war. Ich kann als teilweisen Entschuldigungsgrund dafür höchstens den Umstand anführen, daß mir die Sitzungsberichte der Berliner Akademie nicht regelmäßig zur Einsicht vorliegen, daß das Ausbleiben der üblichen Jahresberichte usw., sowie endlich meine vielseitige Inanspruchnahme (neben dem akademischen Lehramt auch der ärztliche Dienst in einem Verwundetenlazarett u. a.) meine Beschäftigung mit der Literatur sehr beeinträchtigten, so daß ich auch die nachträglich gefundene Notiz in der Bibliographia

[1]) Über infektiöse Zellhypertrophie bei Fischen (*Lymphocystis*-Erkrankung). Sitz.-Ber. d. königl. preuß. Akad d. Wiss. (Sitzung d. phys. math. Klasse 16. Juli 1914. XXX, ausgegeben am 23. Juli).

zoologica (Bd. 27 1915 p. 445 Nr. 96049) übersah. Auch Doflein (Lehrbuch der Protozoenkunde IV. Aufl. 1916) erwähnt nach wie vor *Lymphocystis* und weist auf Weissenberg's Arbeit nicht hin. Eine sofortige Einsichtnahme in Weissenberg's Publikation belehrte mich über die völlige Übereinstimmung der Hauptergebnisse, auch der negativen (z. B. Nichtauffindung des von uns beiden postulierten vielleicht ultramikroskopischen Infektionserregers).

Weit entfernt, auch in Fällen eines eigenen Vorsprunges oder anderweitigen Vorteiles mich auf Prioritätsfragen einzulassen — hier liegt ja auch nicht der geringste Schein einer Berechtigung für mich vor — muß ich auch gestehen, daß die im Falle einer derartigen Überraschung auch bei dem Abgeklärtesten unvermeidliche schmerzliche oder unangenehme Empfindung ob der vergeblichen Arbeit (ich will eine gewisse Bestürzung in den ersten Momenten ehrlicherweise nicht in Abrede stellen) diesmal bei mir völlig aufgewogen und überboten wurde durch die große Genugtuung über die Gleichheit nicht nur der Resultate, sondern auch vielfach der Art und Weise ihrer Erreichung; besonders in einer Frage, wie der vorliegenden, wo ein scharfer Gegensatz zu Auffassungen bewährter Vorgänger eine Zerstörung der von diesen geleisteten positiven Arbeit erfordert. Hier ist jede Bundesgenossenschaft erwünscht und die Phrase von „vergeblicher Arbeit" vielleicht gar nicht recht am Platze. Es ist direkt erstaunlich, in welch hohem Grade einander unsere Ergebnisse und deren Entwicklungsgang gleichen, was sich oft sogar in der parallelen Heranziehung von außerhalb des eigentlichen Themas liegenden Dingen äußert. Erkenne ich nun rückhaltlos die unbedingte Priorität Weissenberg's in den Hauptergebnissen und in einer großen Menge von Detailangaben an, so wird es andererseits verständlich erscheinen, daß zwei voneinander unabhängige Forscher aus verschiedener Schule und auf Grund etwas verschiedenen Materials auch zu Differenzen in der Untersuchung und Kritik gelangen können, oder daß wechselseitig da ein Plus, dort ein Minus an Beobachtungen nachgewiesen werden kann.

Dies trifft in hohem Grade hier zu, ohne aber meiner Ansicht nach der Übereinstimmung in den Hauptsachen den allergeringsten Abbruch zu tun. So darf ich wohl mit Recht behaupten, in der **cytologischen Erkenntnis** sowie in der **pathologisch-histologischen Analyse** weiter gekommen zu sein, das oder jenes ausführlicher begründet zu haben usw. Manche Differenzen werden sich auch aus spezifischen Unterschieden des uns vorgelegenen

Materials unschwer aufklären lassen. So wird es mir niemand — und hoffentlich am wenigsten Weissenberg — falsch auslegen, wenn ich jetzt, nach Abschluß meines Manuskriptes, dieses nicht im Sinne der veränderten Sachlage ganz umarbeite, sondern mein Verhältnis zu Weissenberg's Arbeit in einem besonderen Kapitel darlege. Wenn dies erst am Schluß erfolgt, so ist dies weniger wegen der zeitlichen Aufeinanderfolge geschehen und auch nicht, um die bereitwilligst anerkannte Leistung Weissenberg's an die Peripherie des Gesichtskreises zu verdrängen, sondern weil es mir geboten erschien, bei der einmal gegebenen Sachlage, mich dann ohne unnötige Wiederholungen oder Vorwegnahmen auf das von mir Gebrachte beziehen zu können. Rein persönlich möchte ich für diese Erhaltung meines ursprünglichen Textes auch aus dem Grunde um Duldung bitten, weil er mir getreu den Entwicklungsgang dieser Untersuchung widerspiegelt, an welcher ich aus gewissen Gründen in besonders intensiver Weise innerlich teilgenommen habe, einerseits wohl deswegen, weil nach jahrelanger, durch die äußeren Ereignisse veranlaßter Unterbrechung sich mir wieder Gelegenheit zu relativ ungestörter und kontinuierlicher Arbeit bot, andererseits weil meine ganzen Neigungen, die in einem vielleicht nicht weit von Zersplitterung bleibendem Grade der Protistenkunde, Cytologie, Embryologie, vergleichenden Anatomie, Histologie, Medizin, in dieser unter anderem der Lehre von den Neubildungen zugewandt sind, in diesem Thema mehrfach Betätigung und Befriedigung fanden.

Ich darf daher hoffen, daß meine Arbeit doch nicht ganz unnütz gewesen ist und unserer beider, Weissenberg's und meine, Position gegenüber einer etwaigen Replik der wissenschaftlichen Gegner nur um so mehr zu befestigen imstande sein wird.

2. Einleitung, Literatur, Allgemeines.

Die von einigen früheren Autoren (Lowe, Mc Intosh, Sandeman) bereits bemerkten Hautgeschwülste von *Pleuronectiden*, welche zum erstenmal von Woodcock (1904) ausführlicher beschrieben, als ein zwischen den Gregarinen und Microsporidien stehendes Protozoon erklärt und *Lymphocystis johnstonei* benannt wurden, haben Awerinzew zu wiederholten Publikationen Anlaß gegeben (1907, 1909, 1911), in welchen er sich bemühte, den Bau der fraglichen Gebilde möglichst genau zu erforschen und auch der Entwicklung nachzugehen. In seiner ersten, vorläufigen Mitteilung schon kam er zu dem bemerkenswerten Resultat, daß der vorliegende Organismus auf Grund der

angeblich von ihm gebildeten Sporen der Gattung *Henneguya* einzureihen wäre. In den folgenden Mitteilungen freilich konnte er die Sicherheit dieses maßgebenden Befundes nicht mehr aufrecht erhalten und zog die Umbenennung wieder zurück. In einer kurzen Notiz, die sich weniger mit der Morphologie des Parasiten selbst, als mit den im Fischkörper durch denselben hervorgerufenen Veränderungen befaßt, gibt JOHNSTONE (1905) eine schöne Abbildung eines stark infizierten Flunders. Erwähne ich noch, daß im Jahre 1910 ZSCHIESCHE eine Mitteilung unter dem Titel „Eizellen in der Haut von Macropoden" erscheinen ließ, die sich ganz bestimmt zum mindesten auf eine ähnliche Erscheinung bezieht wie die ersterwähnten Beobachtungen an Pleuronectiden, ohne daß dem Autor eine Ähnlichkeit aufgefallen wäre, so habe ich die ganze meines Wissens über den Gegenstand existierende Literatur angeführt. Ich werde mehrfach Gelegenheit haben, mich namentlich mit den Angaben AWERINZEW's in meinen weiteren Ausführungen eingehend zu beschäftigen, so daß ich mir ein Eingehen auf meine Vorgänger an dieser Stelle wohl ersparen kann.

Während sich die Beobachtungen der angeführten englischen und des russischen Forschers durchweg auf *Pleuronectiden*, meist *Pleuronectes flesus* aus der irischen und der Nordsee, bzw. aus diesen Gebieten angehörenden Flüssen (Ouse nach LOWE, Lune und Themse nach MC INTOSH, und aus dem Nördlichen Eismeer, AWERINZEW) beziehen, wurde mein Befund einzig und allein an kleinen Exemplaren der gewöhnlichen Geisbrasse, *Sargus annularis* L. aus der Adria gemacht, und zwar an Tieren, welche schon längere Zeit, mehrere Monate, im Aquarium des Wiener II. Zoologischen Instituts gehalten worden waren, nachdem sie übrigens sicher schon eine gewisse Akklimatisationsperiode in den Aquarien der Zoologischen Station in Triest durchgemacht hatten. Es ist gewiß sehr auffallend, daß meines Wissens weder an frisch gefangenen Tieren dieser Art, noch auch an Aquarientieren eine ähnliche Beobachtung jemals vorher gemacht worden ist. Es hätte gewiß der sehr auffallende Zustand der Tiere, besonders in den doch unter ständiger Beobachtung stehenden Aquarien, der Aufmerksamkeit nicht entgehen können. Bevor ich an eine genauere Beschreibung und Vergleichung des makroskopischen Befundes gehe, will ich aber ein paar Beobachtungen und Erwägungen allgemeinen Inhaltes, die für die Kennzeichnung der Sachlage von Bedeutung sein könnten, anführen.

Als ich die durch Gestalt und Farbe gleich auffallenden Hauttumoren das erstemal sah, glaubte ich selbstverständlich, wie dies

auch die meisten meiner Vorgänger getan hatten, in Anlehnung an die so ungemein zahlreichen fischpathologischen Beobachtungen der letzten Jahrzehnte, von denen manche mit meinem Befunde eine auffallende äußere Ähnlichkeit aufweisen, an irgendeine Sporozoeninfektion, in erster Linie an Myxosporidien. Als ich dann die Arbeiten Awerinzew's einsah, war ich sofort von der Identität unserer Befunde überzeugt und schloß mich auch seiner im gleichen Sinne orientierten Deutung der Zschiesche'schen Mitteilung an.[1]) Ich betone gleich, daß ich auch heute diesen Standpunkt nicht verlassen habe, soweit er sich überhaupt auf die Zusammengehörigkeit aller drei Objekte, Awerinzew's, Zschiesche's und meines, bezieht. Selbstverständlich kommt eine Frage noch vorher in Betracht. Wir wissen, daß die meisten Fischprotozoen einen hohen Grad von Spezifität in bezug auf die befallenen Wirtstiere aufweisen. Hier handelt es sich aber um drei systematisch und biologisch weit auseinander stehende Formen, wozu der besondere Umstand kommt, daß eine davon, die *Macropoden*, dem Süßwasser, die beiden anderen (von dem Eindringen der *Pleuronectiden* in die Unterläufe der Flüsse abgesehen) dem Meere angehören und zwar wieder mehreren nach Klima und sonstigen Beziehungen sehr verschiedenen Meeresgebieten. Unter der Annahme verschiedener Spezies der Gattung *Lymphocystis*, läßt sich jedoch dieser Widerspruch vorläufig ganz gut aufklären. Hierfür wären z. B. vielleicht auch die von den einzelnen Beobachtern für die von ihnen gesehenen „Cysten“ angegebenen Größenverhältnisse maßgebend, da sie auffallend differieren. Nach Sandeman sind die größten Durchmesserbeträge 1—1$^1/_2$ mm, nach Woodcock ebenfalls bis 1$^1/_2$, nach Awerinzew sogar bis 2 mm. Zschiesche findet die von ihm entdeckten „Eier“ in der Macropodenhaut jedoch nur 0,16—0,2 mm groß,[2]) während die von mir festgestellten Maximal-

[1]) Durch die ganz besondere Freundlichkeit von Frau Prof. Dr. Marianne Plehn, Abteilungsleiterin an der Königl. bayer. biologischen Versuchsstation für Fischerei in München, wurde ich in die Lage versetzt, ein Präparat von Zschiesche zu untersuchen. Ich überzeugte mich auf den ersten Blick von der völligen Identität unserer Befunde und lernte begreifen, daß Zschiesche infolge der mangelhaften Konservierung des ihm eingesandten Objektes und einzelner noch weiter unten zu besprechender, zwar an sich unwesentlicher, aber für den äußeren Eindruck nicht gleichgültiger Eigenschaften der ihm vorliegenden Tumoren zu der Diagnose „Eier“ kam und die etwa dagegen sprechenden Umstände nicht genügend würdigen konnte. Ich gestatte mir, auch an dieser Stelle Frau Prof. Plehn für das mir bewiesene Entgegenkommen und für einige schätzbare Mitteilungen meinen wärmsten Dank auszusprechen.

[2]) Ich habe Anlaß genommen, an dem mir zur Ansicht übersandten Präparat von Zschiesche eine Nachmessung durchzuführen, da mir die Größe der darin

größen mit wenigen Ausnahmen kaum wesentlich über 0,4 mm hinausgehen. (Ich möchte jedoch gleich hier betonen, daß die bedeutende Größendifferenz zwischen Awerinzew's und meinem Objekt — bis 5:1 — durchaus nicht in dem Sinne gedeutet werden darf, als ob mir die Endstadien des von ersterem geschilderten Prozesses nicht zur Verfügung gestanden hätten. Soweit ich seine Funde verstehen kann, haben uns die gleichen Bilder vorgelegen, leider reicht aber, wie ich noch mehrfach zu betonen Gelegenheit haben werde, sein Abbildungsmaterial zu einer ganz verläßlichen Vergleichung nicht aus und läßt seine Schilderung manches an Klarheit zu wünschen übrig.)

Daß — immer unter der vorläufigen Annahme eines Parasitismus — die Erscheinung in gewissem Sinne spezifisch ist, geht daraus hervor, daß andere Fische, welche monatelang das gleiche Wasserbecken mit den *Sargus* teilten, nämlich Exemplare von *Mugil*, *Crenilabrus* und *Blennius*, nicht befallen wurden. Aber auch nach dem Aussterben, resp. der absichtlichen Tötung der behafteten *Sargus* trat bei neuen in dasselbe Becken eingesetzten Artgenossen die Erkrankung nicht mehr auf, obwohl mit Absicht keinerlei Reinigung oder Wassererneuerung vorgenommen worden war. Unter der anfänglichen Suggestion, daß es sich um eine der zahllosen, in ihrer Übertragungsart ja schon vielfach erforschten Myxosporidiosen handle, unterließ ich zunächst genauere Nachforschungen nach dieser Richtung, und als mir endlich, wie ich hier gleich vorausschicken möchte, die ersten Bedenken an der Protozoennatur der *Lymphocystis* aufstiegen, waren die Zeit und die Umstände einem solchen Versuche nicht mehr günstig, das lebende Material war zu Ende und neues — gesundes oder krankes — aus der Adria zu beziehen, wurde durch den Kriegsausbruch unmöglich gemacht. Wenn, wie ich soeben verraten habe, meine Schlüsse einer Deutung der *Lymphocystis* als parasitisches Protozoon nicht günstig sind, so möchte ich doch um so nachdrücklicher betonen, daß der anfänglich gewonnene Eindruck

---

enthaltenen Zellen, schon ohne Mikrometer betrachtet, bedeutender erschien, als Zschiesche es selbst angibt. Ich fand bei den größten Zellen einen langen Durchmesser von nahezu 330 μ, also 0,33 mm. Der andere Durchmesser war freilich etwas geringer, doch ist dies wohl ein Artefakt, da fast sämtliche Zellen in Zschiesche's Präparat elliptisch erscheinen, mit der großen Achse senkrecht zur Schnittrichtung der Serie liegend. Es hat also zweifellos eine Zusammenschiebung der ursprünglich wohl im allgemeinen kreisförmigen Zelldurchschnitte beim Mikrotomieren stattgefunden, eine bekanntlich häufige Erscheinung. Es reduziert sich also die Größendifferenz zwischen Zschiesche's und meinen Zellen um einen wesentlichen Betrag.

einer Infektion trotz dieser meiner Meinungsänderung nach wie vor im wesentlichen bestehen bleibt; denn die Art, wie zunächst nur wenige, dann allmählich eine immer größere Zahl von Individuen ergriffen wurden, läßt sich kaum in anderer Weise verständlich machen. Doch hiervon noch weiter unten.

Was die Erscheinungsform des abnormen Zustandes der Geisbrassen betrifft, so läßt sich im ganzen und großen dem von den früheren Autoren Gesagten nichts Besonderes hinzufügen. Ich möchte nur bemerken, daß bei meinen Tieren die Hauptlokalisation der Tumoren und auch die auffallendste Form derselben an die Flossen gebunden war. Am Körper selbst waren sie zwar auch oft reichlich vorhanden, fielen jedoch durch ihre meist viel geringere Größe und spärlichere Verteilung viel weniger ins Auge. Größere buckelförmige Erhebungen waren am Kopf und Rumpf selten, Tumoren von der Form und Größe der an den Flossen befindlichen nie zu finden.

Einen Falll einer so starken Affektion der Körperhaut, wie ihn Johnstone abbildet, fand ich niemals. Die größten Anhäufungen fanden sich an der Basis der Brustflossen, was auch Sandeman hervorhebt; sie bildeten hier unregelmäßig trauben- oder himbeerförmige Tumoren von bis Hanfkorn- und Kleinerbsengröße, kleinere und größere Geschwülste saßen wie in der Körperhaut, so auch an den Flossenflächen, meist zwischen den Flossenstrahlen entspringend und mit breiterer oder schmälerer Basis aufsitzend. Dünnere Stiele und pendulierende Tumoren fanden sich selten, höchstens an der Flossenbasis. Die kleinsten Tumoren bestanden oft nur aus wenigen, 2—3, ja gelegentlich bloß aus einer Cyste und lagen dann in der Flossenhaut zwischen den Strahlen. (Analog von Sandeman beschrieben.) In der Haut riefen namentlich größere Anhäufungen von „Cysten“, manchmal aber auch eine einzige, wenn entsprechend gelegen, bedeutende Verlagerungen der Schuppen wie aus einer meiner Abbildungen (Figur 68) ersichtlich, hervor. Von den auffälligen Epidermiswucherungen, kleinzelligen Infiltraten und narbigen Veränderungen soll später die Rede sein.

Die Tumoren bestanden aus einzelnen kugelrunden, resp. sich in mäßiger Weise polyedrisch abplattenden Elementen „Cysten“, deren weiße opake Farbe nebst der Form und Größe der Geschwülste am meisten deren leichte Sichtbarkeit bedingten. Auf die Größendimensionen der einzelnen Cysten habe ich oben bereits hingewiesen, es waren natürlich nur die größeren und größten, die man äußerlich als hervorragende, die Himbeer- oder Traubenform bedingende

Kügelchen wahrnehmen konnte. Da sie, d. h. wenigstens die oberflächlich gelegenen, mit ihrer Konvexität der Epidermis dicht angepreßt waren, blieb zwischen ihnen und der letzteren nur eine sehr dünne, der Basalmembran entsprechende Bindegewebsschicht übrig, alles andere Gewebe erschien in die Furchen zwischen den einzelnen Kügelchen verdrängt, weshalb man meist die weißen Kügelchen durch die in den Furchen mehr oder weniger dicht gelagerten Cutispigmentzellen voneinander abgegrenzt sah. Verletzungen der Tumoroberfläche und dadurch bedingte Zerstörung der Cysten samt Inhalt ließen sich, namentlich bei mikroskopischer Untersuchung, meist leicht als exogen erkennen und von den normalen Degenerations- und anderen Erscheinungen unterscheiden. Viele von diesen gewaltsamen Zerstörungen der sehr zarten Tumoren dürften überhaupt erst postmortal, bei der weiteren mikroskopisch-technischen Behandlung entstanden sein.

Die von mir beobachteten Tumoren betrafen bloß die Haut und die unmittelbar benachbarten tieferen bindegewebigen Teile, ein Eindringen der Cysten zwischen die Muskeln wurde nicht beobachtet, hingegen waren namentlich kleinere Stadien oft zwischen den beiden Hälften der Flossenstrahlen ganz eingeschlossen. Andere Autoren beobachteten auch ein Befallensein innerer Organe. Während Sandeman gleich mir die Dinge nur in der Haut findet, fand Woodcock dieselben auch im Darmmesenterium, Awerinzew in Mesenterium, Leber, Ovarium und Darmwand. Doch betont letzterer, daß innere Organe nur bei besonders starker Affektion der Haut mitergriffen und die Cysten im Innern immer kleiner als die der Haut seien; Woodcock hebt ausdrücklich den Mangel eines Befundes von Cysten in den Muskeln hervor. Einige Forscher betonen die gelegentlich beobachtete Abmagerung der infizierten Tiere (Mc Intosh, Woodcock, Johnstone). Auch das gleichzeitige Vorkommen von metazoischen Parasiten (ectoparasitischen *Copepoden* und *Trematoden*) wird festgestellt, doch trotz der mehrfach aufgefallenen Ähnlichkeit der *Lymphocystis*-Cysten mit Eiern keine Schlüsse hieraus gezogen. Auch ich fand oft in der Nähe der Tumoren, aber auch anderwärts, eingekapselte Trematoden, bin aber ebensowenig wie andere geneigt, einen Zusammenhang zu konstruieren. An Eier dieser Trematoden ist schon gar nicht zu denken. Abgesehen davon, daß die Größe der *Lymphocystis*-Zellen im Vergleich zu den bekannten Trematodeneiern eine wahrhaft gigantische zu nennen ist, ist auch meist ein solcher von mir beobachteter Trematode im ganzen bedeutend kleiner als eine einzige mäßig große Cyste.

Was die Häufigkeit der Infektion betrifft, so beruhen die Schilderungen der Engländer auf vereinzelten Exemplaren und enthalten keinerlei statistische Angaben. Awerinzew fand im Jahre 1906 10—11 Proz. der gefangenen Flundern, im Jahre 1907 5 Proz. befallen. Zschiesche, der übrigens auch zwei Abbildungen von erkrankten Macropoden mit sehr großen Tumoren (bis zu Durchmessern von 10 mm) gibt, meldet, daß seine Objekte von einem Züchter stammen, bei dem eine größere Anzahl der Fischchen mit der Abnormität behaftet waren; auch ich fand die meisten der gleichzeitig in unserem Aquarium vorhandenen *Sargus* ergriffen. Es mag sein, daß die Gefangenschaft die Übertragung begünstigt hat.

Die Untersuchung der frischen, leicht isolierbaren Cysten ergab mir wie den anderen Untersuchern infolge ihrer Dicke und Undurchsichtigkeit ein völlig negatives Resultat, ebensowenig konnte ich nach dem Zerquetschen der Cysten irgendeinen verläßlichen Befund erheben. Ich konnte auch nur die rahmartig-dickflüssige Konsistenz des fein granulierten, manchmal auch etwas fädigen Cysteninhalts und die oft große Resistenz der Membran beim Zerquetschen feststellen. Die kleinen Cysten, resp. Zellen entgingen am frischen Präparat völlig der Aufmerksamkeit, sie dürften, da sie ja viel inniger und dichter vom Gewebe umschlossen sind, weniger leicht isolierbar sein. So blieb, trotz mannigfacher Bedenken gegen diese Einseitigkeit der Untersuchung die Schnittmethode als das einzige Auskunftsmittel übrig. Über die Technik derselben habe ich hier wenig zu sagen. Zur Konservierung verwendete ich jenes Gemisch, das mir schon vielfach, bei histologischen, cytologischen und protozoologischen Untersuchungen wertvolle Dienste geleistet hat: 3 Proz. Kaliumbichromatlösung in Wasser 7 Teile, Formalin (= 40 Proz. Formaldehyd) 2 Teile, Eisessig 1 Teil tage- bis wochenlang einwirkend, dann 1 bis 2 Tage dauerndes Auswaschen im fließenden Wasser und Härtung in steigendem Alkohol. Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin und Gegenfärbung mit Orange G oder Van Gieson und Heidenhain's Eisenhämatoxylin. Geringfügige Schrumpfung der großen Cysten, Abhebung der Epidermis von der Oberfläche der Tumoren waren gelegentlich auftretende, die Einsicht und das Verständnis der Bilder kaum je störende Übelstände; hingegen erwies sich die ebenso schonende wie gründliche Entkalkung durch das Fixierungsgemisch mit Rücksicht auf das erforderliche Mitschneiden sehr dichter und elastischer Hartgebilde (Schuppen Flossenstrahlen, Flossenbasalskelet) als sehr förderlich. Die Abbildungen sind ausschließlich Photogramme. Obwohl mir die

große Horizontal-Vertikalkamera von Zeiss zur Verfügung stand, benutzte ich sie diesmal nicht, da sie in der unheizbaren Dunkelkammer des Instituts montiert und das Arbeiten zur Winterszeit daselbst nicht angenehm war. Ich beschränkte mich einfach auf die kleine Vertikalkamera von Zeiss, die ich, ohne mein Zimmer verlassen zu müssen, jedesmal über mein Mikroskop setzte, sobald ich etwas Abbildungswertes eingestellt hatte. Ich erzähle dies hier deshalb, weil ich damit zeigen will, wie übertrieben die allzu große Vorsicht zum Zwecke einer erschütterungsfreien Aufstellung der microphotographischen Einrichtung ist. Mein Arbeitsplatz steht nämlich wegen der hohen Lage der Fenster auf einem 8 Stufen hohen Holzpodium, das bei einem unsanften Schritt recht kräftiger Schwingungen fähig ist, mein Zimmer wie das ganze Institut liegt in normaler Vierstockhöhe des mitten im belebtesten Teile der Stadt gelegenen Universitätsgebäudes, umgeben von mehreren Linien des elektrischen Straßenbahnnetzes, und trotz alledem sind mir Verwacklungen der Aufnahmen, selbst bei Expositionen von 5 Minuten Dauer abgesehen von zufälligem direkten Anstoßen an die Apparatur niemals vorgekommen. Ich habe, da ich mit der Balghöhe vielfach wechselte, neben der angewandten Optik auch die in jedem Falle durch Rechnung ermittelte Vergrößerung, sowie dort, wo es erforderlich schien, die tatsächliche Größe der Objekte in der Figurenerklärung angeführt.

3. Die jüngsten Entwicklungsstadien.

Wie ich schon angedeutet habe, stellen den wesentlichsten Teil der Literatur über *Lymphocystis* die Arbeiten Awerinzew's dar, sowohl dem Umfange nach als nach der Art ihrer Durchführung im Sinne moderner Anschauungen, Erfahrungen und Technik. Sie sind es in erster Linie, die bei einer vergleichenden Betrachtung des Objektes herangezogen werden müssen. Daß ich mich in vielen und zwar den wichtigsten Punkten gegen Awerinzew werde stellen müssen, geht aus meiner bereits angedeuteten Stellungnahme zu der ganzen Frage hervor. Doch ziehe ich es in meiner Darstellung vor, zunächst möglichst objektiv meine Beobachtungen wiederzugeben und die Vergleichung und Kritik erst hierauf folgen zu lassen, dies namentlich aus dem Grunde, weil es mir nicht gelingen will, aus den in drei Mitteilungen enthaltenen Angaben Awerinzew's ein einheitliches, zusammenhängendes Ganzes zu konstruieren und dasselbe in eine übersichtliche Parallele zu meinen eigenen Beobachtungen

zu stellen. Wenn ich das Prinzip der Objektivität meiner Darstellung dabei insofern nicht voll befolge, als ich eine Reihenfolge wähle, die meiner Ansicht nach einer Entwicklungsreihe, wie ich sie mir vorstelle, entspricht, so wird man das wohl begreiflich finden, zumal es mir die Beschreibung erleichtern und vereinfachen dürfte. Ich schließe mich in der Aufzählung meiner Befunde der Auffassung von Awerinzew an, nach welcher die kleinsten beobachteten Zellen die jüngsten Entwicklungsstadien repräsentieren dürften und beginne mit diesen.

Diese kleinsten Zellen haben eine ungemein charakteristische Lagerung. Bevor ich auf die genaue Beschreibung eingehe, sei aber die Frage der beobachteten Minimalgröße erledigt und bei dieser Gelegenheit schon jetzt auf die diesbezüglichen Angaben von Awerinzew Bezug genommen, um zu entscheiden, wer von uns beiden kleinere — jüngere? — Stadien untersucht hat. In seiner letzten Arbeit (1911) gibt Awerinzew an, er habe Zellen bis zur Größe von 3—5 μ herab beobachtet, diese aber infolge ihrer außerordentlich starken Färbbarkeit nicht näher untersuchen können. Der schwächer gefärbte Kern, in welchem augenscheinlich nur ein intranucleäres Körperchen vorhanden sei, sei fast stets maskiert gewesen. Diese kleinen *Lymphocystis*-Exemplare wurden von ihm immer nur in den „intercellulären Gewebsräumen" des Wirtes getroffen. Ich betone gleich hier, daß auch ich (mit einer eigenartigen, auf p. 205 erwähnten Ausnahme) intracelluläre Zustände niemals gefunden habe.[1])

Infolge dieser ungünstigen Umstände verzichtet Awerinzew auf eine Abbildung dieser kleinsten Zellen und bringt in den Figuren 1—16 der Tafel 12 bereits größere Zellen zur Darstellung. Da es mich interessierte, zum Zweck der Vergleichung mit meinen Minimalgrößen die Dimensionen der von Awerinzew gezeichneten Gebilde zu kennen, ging ich auf Grund seiner Angaben von seiner kleinsten Zelle, d. i. der in Figur 4 gezeichneten, aus und berechnete deren Größe. Ich glaube, daß mein Weg ein genügend verläßlicher war. Awerinzew gibt an, die Figur sei gezeichnet bei Zeiss Apochr. hom. Imm. 2 mm Kompensationsokular 6 in der Höhe des Fußes eines Zeißstatives, selbstverständlich mit dem Zeichenapparat und sei dann „um das zweifache verkleinert" worden. Dies soll

[1]) Auf S. 180 der hier zitierten Arbeit von Awerinzew befindet sich ein offenbarer Druckfehler, indem es bei der Erwähnung der größeren Jugendstadien in Zeile 5—6 von oben statt 0,0015—0,20 und 0,060 mm fraglos heißen soll: 0,015— 0,020 und 0,060 mm.

wohl eine Verkleinerung auf die Hälfte bedeuten. Ich habe nun mit der gleichen Optik auf einem Stativ I von Zeiss bei einer Tubuslänge von 163 mm in Stativfußhöhe das Bild einer 10 μ langen Strecke des Objektmikrometers mit Hilfe des Zeichenapparates 14 mm lang gefunden. Oben erwähnte Zelle von Awerinzew mißt auf der Tafel 10 mm im größeren und 7,75 mm im kleineren Durchmesser; die unverkleinerte Originalzeichnung mußte also die doppelten Ausmaße, d. i. $20 \times 15{,}5$ mm gezeigt haben. Daraus berechnet sich eine wirkliche Größe dieser Zelle von $14 \mu \times 11 \mu$. Diesen Durchmessern kann ich aus meinen Beobachtungen beträchtlich kleinere, bis zu 8 μ herab bei der fast kreisrund kontourierten Zelle meiner Figur 9 und bis zu den Durchmessern $9 \times 5 \mu$ der elliptischen Zelle in Figur 13 gegenüberstellen, was auf das Volum berechnet, falls es überhaupt auf die Zellgröße ankommt, meinen Zellen einen viel jugendlicheren Charakter vindiziert als den von Awerinzew abgebildeten. Ich möchte übrigens dazu bemerken, daß der von mir angestellten Schätzung der wirklichen Größe von Awerinzew's Figur 4 eine Minimalberechnung zugrunde liegt, denn sie geschah mit Absicht unter Benutzung des großen Stativs I von Zeiss, dessen Objekttischebene besonders hoch über dem Fuße liegt. Hat jedoch Awerinzew ein kleineres Stativ mit niedrigerem Tische benutzt, so muß folgerichtigerweise seine Zelle, da die Vergrößerung mit Abnahme der Objekttischhöhe beim Zeichnen in Fußhöhe schwächer wird, noch größer gewesen sein, als ich es berechnete, entfernt sich also noch mehr von meinen Minimaldimensionen. Die von Awerinzew gesehenen, jedoch wegen ihrer intensiven Färbbarkeit weder näher untersuchten noch abgebildeten kleinsten Zellen bis zu 3—5 μ herab, sind natürlich für uns hier ganz irrelevant.

Ich gehe endlich an die Beschreibung meiner kleinsten Zellen. Im Bereiche mancher Tumoren oder in ihrer nahen Nachbarschaft, durchaus aber nicht in allen Tumoren, sieht man in einer Lagerung, die man am besten als basiepithelial oder basiepidermoidal bezeichnen kann, diese jugendlichen Elemente. Wo sie vorkommen, sind sie in Mehrzahl, oft sehr zahlreich vorhanden, bilden aber niemals kompakte Haufen, auch nicht längere kontinuierliche Reihen, sondern sind meistens durch mehr oder minder große Spatien voneinander getrennt (Fig. 4—12). Fälle von enger Aneinanderlagerung und sogar teilweiser Umfassung zweier solcher Zellen (Fig. 8 links) sind außerordentlich selten. Als noch größere Seltenheiten (mit Sicherheit nur einmal beobachtet) sind Zellen zu bezeichnen, welche zweifellos mitten in der Epidermis liegen (Fig. 13). Eine Täuschung

durch Flachschnitt ist auf Grund sorgfältiger Verfolgung der Serie ausgeschlossen. Hervorgehoben sei jedoch, daß diese intra- oder besser mesoepitheliale Zelle zugleich die kleinste jemals von mir beobachtete ist, was schon oben erwähnt wurde. Als erstes Charakteristikum dieser Zellen ist, in Übereinstimmung mit dem, was Awerinzew berichtet, die intensive Färbbarkeit ihres Plasmas zu bezeichnen, die aber nicht so weit gehen muß, daß sie den Kern oder andere Bestandteile verbirgt. In manchen Fällen freilich erschwerte die Dunkelheit des Plasmas mir die Feststellung und Untersuchung der anderen Zellbestandteile einigermaßen (Fig. 7).

Die Form der Zellen ist entweder rundlich oder mehr oder weniger elliptisch, wobei die größere Achse stets parallel der Epithelebene zu liegen kommt. Die Schnittfläche der runden Zellen ist meistens größer als die der elliptischen (letzteren mag wohl eine linsenartige Gestalt zukommen), daher dürften auch die Volumina der runden Zellen etwas größer sein. Eine besonders auffallende Erscheinung ist es nun, daß diese Zellen, namentlich die elliptischen (linsenförmigen) bei der häufigen durch die Konservierung bedingten Abhebung der Epidermis von der Unterlage, an der feinen bindegewebigen Basalmembran hängen bleiben und daß sich an der abgehobenen Basalfläche der Epidermis ihre Negativeindrücke auf das deutlichste und genaueste ausprägen (Fig. 5, 8—10). Gewisse namentlich größere (bis 12 μ) Zellen, z. B. Fig. 11, 12, bleiben vielleicht infolge der größeren Kontaktfläche mit den benachbarten Zellen des Stratum Malpighi der Epidermis auch bei Abhebung der Epidermis im Epithelverbande liegen. Doch kommt auch das Gegenteil vor (Fig. 9). Ich habe sehr viel Mühe und Aufmerksamkeit darauf verwendet, das Verhältnis dieser Zellen zu den Gewebsbestandteilen der Nachbarschaft genau festzustellen und bin zu der festen Überzeugung gelangt, daß trotz der leichten Auflösbarkeit ihres Zusammenhanges mit den Epidermiszellen diese Elemente unmittelbar an die Epidermiszellen stoßen, hingegen durch die Basalmembran, an der sie haften, von der Cutis getrennt werden. An speziell auf kollagenes Bindegewebe gefärbten dünnen Schnitten (nach van Gieson) lief die äußerst zarte, als scharfe rote Linie erkennbare Basalmembran unter den Zellen vorüber (Fig. 10). Vollends in allseitigem Kontakt mit Epidermis müssen natürlich mesoepidermoidale Zellen (Fig. 13) stehen, und hier ist also jede topographische Beziehung zum Bindegewebe von selbst ausgeschlossen.

Betreffend das Vorkommen dieser in der basalen Epidermisschicht gelegenen kleinen Zellen möchte ich noch einmal betonen,

daß sie gewöhnlich in den einen größeren Tumor überkleidenden oder in unmittelbar benachbarten Epidermisbezirken vorkommen, meist in großer Zahl an einer Stelle (Fig. 5), daß sie aber andererseits auch in sehr großen Tumoren (Fig. 1, 2) mit „reifen" Cysten gelegentlich völlig vermißt werden. Einmal erwies sich in der Querschnittserie einer Flosse die von großen Cysten ganz freie Zwischenstrecke zwischen zwei größeren tumorartigen Anhäufungen großer Cysten als sehr reich an ihnen. Ganz vereinzeltes Vorkommen dieser kleinen Zellen gehört zu den seltensten Ausnahmen. Fig. 7 zeigt eine solche Stelle mit einem einzigen basiepidermoidalen Stadium, in dem ganzen sehr großen Nachbargebiete der Serie fand sich aber kein weiteres seinesgleichen.

Die Struktur dieser Jugendstadien läßt sich in wenigen Worten erschöpfen, freilich setzen ein paar wesentliche Punkte einer ganz zufriedenstellenden Deutung einen gewissen Widerstand entgegen. Das Plasma ist in den allermeisten Fällen ganz homogen oder ganz undeutlich granuliert, was übrigens durch die intensive Färbbarkeit teilweise bedingt sein könnte. Gelegentlich findet man Vakuolen, die entweder an der Peripherie liegen (Fig. 12) und dann sehr klein sind, oder aber, und dann dürfte es sich wohl sicher um Schrumpfungseffekte handeln, den Kern umgeben (Fig. 9, 11, 12). Seltener findet man im Plasma stark färbbare Granulationen vor, welche namentlich die Peripherie einnehmen (Fig. 11). Eine besondere Membran ist nicht unterscheidbar, doch ist gelegentlich ein schärfer markierter Kontour angedeutet (Fig. 11). Im Plasma liegen nebeneinander zwei Gebilde, deren Unterscheidung öfters gewissen Schwierigkeiten unterliegt. Das eine ist zweifellos ein Kern, aber es ist nicht immer möglich, im einzelnen Falle exakt anzugeben, welches von beiden als Kern zu betrachten ist. Dieser Umstand ist nicht so aufzufassen, daß die beiden Gebilde in Wirklichkeit wenig voneinander verschieden wären. Im Gegenteil, beide zeigen ganz ausgeprägte Differenzen, aber diese sind keine solchen, daß man darauf eine Entscheidung zwischen Kern und Nichtkern fällen konnte. Dies kommt daher, daß die beiden Körper sich kaum als etwas anderes charakterisieren lassen wie als stark färbbare Körper, manchmal mit deutlicherer netziger oder fleckiger Struktur, manchmal dicht und homogen. Im ganzen und großen aber kann man doch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit eine Entscheidung treffen. Wenn man berücksichtigt, daß in den größeren Zellen mit deutlich erkennbarem Kern dieser eine ausgesprochen periphere Lage hat, während der von Awerinzew als „Chromidium" bezeichnete Körper nach meinen Beobachtungen

in diesen Stadien immer eine zentrale Stellung einnimmt, wenn man weiterhin berücksichtigt, daß in der Mehrzahl der Fälle der periphere Körper ein deutliches Gerüstwerk gleich einem Kerne sowie rundliche oder elliptische Form, häufig auch einen membranartigen Kontour zeigt, während das zentrale Gebilde meist dicht schwarz gefärbt, von unregelmäßiger Begrenzung und nur selten mit einer deutlicheren Struktur versehen erscheint, so dürfte es nicht weit von der Wahrheit sein, wenn wir dem peripheren Körper den Kerncharakter zuerkennen (Fig. 6, 8, 10—13). Besonders plausibel erscheint die Deutung als Kern in den Fig. 8, 10 u. 13. In Fig. 9, wo die Lage keines der beiden Körper als rein zentral oder rein peripher zu bezeichnen ist, möchte ich auf Grund seiner mehr kernartigen Struktur den größeren als solchen ansehen; es kommt hierzu der an diesen kleinsten Zellen nur selten beobachtete Umstand, daß dieser Kern gegen die Zellmitte eine deutliche Einbuchtung hat, in welcher ein kleines Korn, sicher ein Centriol gelegen ist. Ich will hier vorwegnehmen, daß meine späteren Beschreibungen die enge Beziehung des sog. „Chromidiums“ zu den Centriolen erweisen werden, in der Art, daß das „Chromidium“ die Centriolen, resp. die diese umgebende Sphäre einschließt. Daß dies in der Fig. 9 nicht der Fall ist, sondern das „Chromidium“ jenseits vom Centriol liegt, findet bei größeren Zellen mit ausgesprochener und unzweifelhafter Differenzierung ihrer inneren Bestandteile (vgl. Fig. 23, 24) seine Parallele. Es findet eben da nur eine unvollständige, einseitige Umschließung der Sphäre durch das „Chromidium“ statt.[1])

Hier aber ist es an der Zeit, in der Nomenklatur insofern Klarheit zu schaffen, als Mißverständnisse ausgeschlossen und vor allem auch Bezeichnungen vermieden werden sollen, welche mit den Auffassungen, zu denen ich gelangen werde, absolut unvereinbar sind.

Dies gilt von dem Terminus „Chromidium“. Ich kann die damit angedeutete Entscheidung über den Charakter der fraglichen Bildung nicht unterschreiben und da ich es auch vermeiden will, allzu voreilig meine Ansicht zur Geltung zu bringen, wähle ich — nur zur Verständigung im Rahmen der nun folgenden Ausführungen und keinesfalls mit der Absicht einer Neuprägung — den Ausdruck „Netzkörper“. Dies entspricht der Tatsache, daß das „Chromidium“ Awerinzew's einen meist deutlich netzartigen Bau aufweist und z. B. bei Woodcock für die zweifellos homologen Gebilde, die er beobachtete, der Ausdruck „Chromatic reticula“ ge-

[1]) In den meinen Abbildungen zugrunde liegenden Schnitten ist natürlich nicht in jeder Zelle sowohl Kern als „Chromidium“ getroffen.

braucht wird. Bei den hier zunächst in Rede stehenden kleinsten Zellen ist der Ausdruck in bezug auf die tatsächliche Form nicht gerade ganz passend, da angesichts der dichten dunklen Färbung ein Netzwerk höchstens andeutungsweise zu bemerken ist. Aber die Homologie mit den netzig gebauten Gebilden größerer Zellen ist zu augenfällig, als daß sich aus diesem Grunde diese ohnedies nur der Bequemlichkeit halber gewählte Bezeichnung verbieten würde.

Die Form dieses jugendlichen Netzkörpers kann sehr verschieden sein; meist rundlich oder etwas polygonal, zeigt er gelegentlich (Fig. 6) eine mehr längliche Gestalt, seine Konturen sind manchmal etwas zackig (Fig. 8), ja sogar in radiäre Fäden ausgezogen (Fig. 12). Diese Erscheinung steigert sich in einem Falle (Fig. 11) zu einer unregelmäßig sternförmigen Gestalt, die einen körnchenfreien, recht scharf begrenzten Bezirk erfüllt. Doch ist mir dieser Befund noch nicht ganz klar, zumal auch die Erfüllung des Plasmas dieser Zelle mit färbbaren Körnchen eine seltene Ausnahme ist. Infolge der Kleinheit und dunklen Färbung ist es mir in keinem einzigen Fall möglich gewesen, im Innern dieses Netzkörpers ein Zentralgebilde (Centriol) nachzuweisen, nur in dem einen Fall (Fig. 9), wo der Netzkörper das Zellzentrum freilassend etwas abseits lag, konnte in unmittelbarer Kernnähe ein Centriol gefunden werden. Daß der Netzkörper, namentlich der jugendliche, das Centriol nicht immer einschließen muß, habe ich oben bereits betont und verweise zur Erhärtung dieser Angabe auf die ganz einwandfrei feststellbaren Verhältnisse der Figuren 22, 23, 24. Nachdrücklich sei der völlige Mangel jeglicher Beobachtung betont, welche dafür spräche, daß der Netzkörper in irgendwelcher intimeren topographischen Beziehung zum Kern steht, weshalb auch für eine Ableitung desselben aus dem Kerne nicht der geringste Anlaß gegeben ist. Die Färbbarkeit ist gewiß dafür nicht entscheidend, und ich möchte nachdrücklich auf die Feststellung Wert legen, daß ich die Identifizierung jedes irgendwie chromatinähnlich färbbaren extranuklearen Gebildes mit ausgewanderten Kernbestandteilen für einen zwar weitverbreiteten, aber durch nichts zu rechtfertigenden Mißbrauch halte. In jeder der von mir beobachteten kleinen basiepidermoidalen Zellen fand ich das Gebilde, wenn auch in wechselnder Größe, doch stets schon in entsprechender Entfernung vom Kerne vor; wenn es also überhaupt eine erst zu einem gewissen Zeitpunkt im Plasma auftretende Bildung ist, so spricht weit mehr dafür, daß sie mitten im Plasma aus diesem selbständig entsteht,

als daß sie nukleärer Herkunft sei. Daß der Netzkörper gewissen Frühstadien der Entwicklung fehlt und — unabhängig vom Kerne — erst zu einem späteren Zeitpunkt entstehen mag, dafür spricht die bemerkenswerte Tatsache, daß der nunmehr zu besprechenden Zellform in den ersten Stadien der Netzkörper mangelt und erst von einer gewissen Zellgröße an auftritt.

Obwohl ich imstande bin, die Entwicklungsreihe von den kleinen basiepidermoidalen Zellen zu den großen „Cysten“ genügend klar zu zu machen, will ich doch zunächst jene von mir angenommene Reihe zur Ansicht bringen, deren Glieder von Anfang an im Bindegewebe liegen, gleich den großen Cysten, und die, soweit meine Erfahrung reicht, in ihren kleinsten Repräsentanten höchstens ein wenig größer sind, als die basiepidermoidalen Jugendzustände, aber immer noch deutlich kleiner, als die von Awerinzew abgebildete jüngste Zelle (letztere war, wie ich oben berechnete 14:11 μ). Meine nunmehr zu beachtende Figur 14 betrifft eine Zelle von den Dimensionen 13:8 μ, eine andere (Fig. 15) gar nur von 11 : 11 μ. Ich möchte vorausschicken, daß meiner Meinung nach, nur diese im Bindegewebe liegenden Zellen mit den Jugendstadien von Awerinzew zu vergleichen sind. Denn aus den Angaben dieses Autors, wonach die Zellen durchwegs in den intercellulären Gewebslücken gefunden werden, scheint mir mit einiger Sicherheit hervorzugehen, daß er die epithelial gelagerten nicht gefunden hat, sonst hätte er gewiß diese auffallende topographische Beziehung besonders hervorgehoben. Ich darf also, da uns beiden mutmaßlich das gleiche Material vorlag (die basiepithelialen Zellen sind sicher ein neuer Befund), eine Vergleichung von Awerinzew's und meiner Entwicklungsreihe vornehmen.

Die erwähnten Zellen liegen nun, wie die Abbildungen zeigen, im Bindegewebe, oft recht tief im Innern und von der Epidermis entfernt, z. B. zwischen den Flossenstrahlenhälften (Fig. 18). Sie haben ein durchaus anderes Gepräge als die basiepidermoidal gefundenen. Wenn man in diese Klasse alle Zellen von gleicher Organisation (namentlich Fehlen des Netzkörpers, vgl. weiter unten!) rechnen wollte, so wäre zunächst eine bedeutende Größenvariabilität zu konstatieren, von dem Mindestmaße von etwa 10 μ Durchmesser bis 27 μ (Fig. 19). Das Plasma weist eine ähnliche intensive Färbbarkeit wie das der basiepidermoidalen Zellen auf, ist jedoch von deutlicherer netzig-körniger Struktur. Meist ist eine schmale lichtere Außenzone (Fig. 14, 15, 16) zu erkennen. Der Kern läßt das Zentrum frei, ist relativ beträchtlich größer als der der basi-

epidermoidalen und ist immer gegen das Zentrum schwach konkav bis tief nierenförmig oder halbmondförmig eingebuchtet (Fig. 14—19). Er hat eine ausgesprochene Kernstruktur, deutliche Membran, reichlich entwickeltes, knotiges Kerngerüst, große nukleolenartige Einschlußkörper und zwischen dem Gerüst ausgedehnte lichtbleibende Kernsafträume, bietet also ein recht normales Bild einer Kernstruktur (Fig. 19). In der Einbuchtung des Kernes liegt ein rundlich gestalteter, lichter tingierter Bezirk, der nur bei den kleinsten Zellen (Fig. 14, 15) nicht ganz deutlich, bei größeren hingegen von ansehnlichem Durchmesser und oft recht scharfer Begrenzung ist, und in diesem ein Zentralgebilde, das offenbar in seiner Zusammensetzung und Gestalt etwas variiert, wobei auch der verschiedene Extraktionsgrad der HEIDENHAIN-Färbung teilweise mitbedingend sein kann. Fig. 14 und 15 zeigten ein deutliches winziges Diplosom, Fig. 17 ein einziges Korn (ein zweites möglicherweise gedeckt), Fig. 16 endlich ein Häufchen aus mehreren kleinen Körnchen, die durch eine Art Centroplasma zusammengehalten werden, das etwas dunkler färbbar ist als die Sphäre. Dieselben Formverschiedenheiten der Centriolen sind übrigens auch in jenen Zellen zu bemerken, die bereits einen Netzkörper aufweisen. Irgendwelche radiäre Strukturen sind weder im Bereiche der Sphäre noch in dem umgebenden Plasma zu erkennen.

4. Die mittleren Entwicklungsstadien.

An diese Zellen schließen sich in unmerklichem Größenübergang, und auch durch den Besitz eines Netzkörpers unterschieden, die der nächstzubesprechenden Klasse an. Die der Größe nach zuerst hier anreihbare und auch in der übrigen Beschaffenheit noch sehr ähnliche Zelle ist die der Fig. 21 (kleinere Zelle), deren Durchmesser 29 μ beträgt. Bevor ich mich aber diesen Zellen mit „Netzkörper" zuwende, sei einigen Bemerkungen über das Verhältnis der zuerst geschilderten kleinsten Zellen, der basiepidermoidalen zu den im Bindegewebe gelegenen Raum gegeben. Man wird zugestehen müssen, daß in der Organisation dieser beiden Typen einige deutliche Verschiedenheiten auffallen. Erstere in der Größe wenig schwankend, mit kleinem, dichtem Kern, homogenem Plasma und Netzkörper; der gewöhnlich nicht mögliche Nachweis von Sphäre und Centriol dürfte nach dem oben (Seite 166) Gesagten irrelevant sein, bedeutet aber jedenfalls zum mindesten einen graduellen Unterschied. Letztere in bedeutendere Größen übergehend.

mit großem, lockerem Kern, strukturiertem Plasma, deutlicher Sphäre und Centriol, hingegen ohne Netzkörper, der sich aber beim weiteren Heranwachsen sicher entwickelt. Ich will die Frage, ob diese beiden Zellarten zueinander in einem genetischen Verhältnis stehen, nur kurz erörtern. Ich zweifle an einem solchen. Sieht man in der Größe ein maßgebendes Merkmal für den Entwicklungszustand, so müßten die Zellen im Epithel das frühere Stadium sein. Dagegen spricht ihr in einer Hinsicht (Netzkörper) gewissermaßen höherer Differenzierungszustand und der Mangel an strukturell sowie topographisch charakterisierten Zwischenstadien.[1] Die umgekehrte Annahme (Umwandlung der im Bindegewebe liegenden in basiepidermoidale Zellen) scheint mir noch weniger diskutabel. Bleibt also die völlige Unabhängigkeit beiderlei Elemente voneinander, die mir sehr wahrscheinlich ist. Dies aber nicht in dem Sinne, daß es sich um ganz verschiedene Dinge handelt. sondern vielmehr in folgender Art: Beiderlei Zellen gehören zur *Lymphocystis*, sind aber durch ihre verschiedene Lokalisation (und möglicherweise Herkunft, was erst später begründet werden soll) verschieden. Diese Differenz mag sich physiologisch in nutritorischen Besonderheiten äußern, die dann ihren Ausdruck in Größe und Struktur, resp. im verschiedenzeitigen Auftreten gewisser Erscheinungen finden. So könnte die Lagebesonderheit der basiepidermoidalen Zellen zwar die frühe Entwicklung des Netzkörpers begünstigen, dem Gesamtwachstum der Zelle aber nicht günstig sein, für die andere Zellsorte würde das Gegenteil zutreffen. Zur Begründung einer solchen Annahme sind die Unterschiede der physiologischen Bedingungen im Epithel und Mesenchym wohl vollkommen ausreichend.

Einen wichtigen gemeinsamen Charakter, gemeinsam sowohl in bezug auf alle von mir beobachteten Zellen, von den kleinsten Jugendzuständen bis zu den größten Cysten, gemeinsam aber auch in bezug auf meine eigenen wie auch die Erfahrungen anderer, namentlich Awerinzew's, ist die stets erhalten bleibende Einkernigkeit der als *Lymphocystis* bezeichneten Gebilde und der Mangel jeglicher Zellteilungsphänomene, sowohl nach der Richtung der Mitose wie der Amitose. Ganz nebenher sei betont, daß Sphären und Centriolen keinem meiner Vorgänger begegnet sind.

---

[1]) Ich will hier besonders darauf hinweisen, daß Awerinzew's jüngste Stadien kein „Chromidium“ = Netzkörper besitzen, was ja neben ihrer Lage ihre Identifizierung mit meinen extraepithelialen Zellen stützt.

Nur ein einziges Mal fand ich ein Nest von jugendlichen, bereits mit Andeutungen des Netzkörpers versehenen Zellen (Fig. 27), deren größte 45 μ maß und in welchen zweifellos mehrere, bis 3 Kerne, enthalten waren. Ich stellte dies durch sorgfältige Verfolgung der Serie fest. Als besonders bemerkenswert mußte in diesem Falle das mehrfache Vorkommen der Mehrkernigkeit in einem Neste erscheinen. Auch sei hier bereits auf die kleine zweikernige Zelle mitten im Bindegewebe hingewiesen, die in Fig. 28 dargestellt ist und auf die ich im weiteren Verlaufe meiner Auseinandersetzungen noch zurückkommen werde. An größeren, als den hier erwähnten wenigen Zellen wurde Mehrkernigkeit niemals beobachtet.

Die nunmehr ihrer Größe und Differenzierung nach anschließenden Zellen umfassen Durchmesserwerte von um 30 μ steigend bis etwa 45 μ (Fig. 22), ja wenn man will, kann man zu diesem Typus noch Zellen rechnen bis zur Größe von ungefähr 70—100 μ (Fig. 30, 31, 32, 48). Es sind im wesentlichen zwei Erscheinungen, welche dieses Stadium von dem vorhergehenden unterscheiden, die deutliche Ausprägung einer Membran und die allmähliche Ausbildung des „Netzkörpers". Was erstere betrifft, so erscheint sie beispielsweise an den Zellen der Figuren 22, 23, 24, 30, 32, 48 als ungefähr 0,8—1,25 μ dicke, von dem eigentlichen Plasma durch dichtere Struktur sich abhebende und je nach der angewandten Färbung lichter oder dunkler als das Plasma tingierte Schichte. Sie nimmt beispielsweise bei van Gieson-Färbung einen Farbenton an, der dem des Bindegewebes bei dieser Färbung völlig gleicht und dort, wo sich an die Membran Bindegewebszüge ansetzen, die tinktorielle Abgrenzung von letzterem fast ausschließt, auch mit Orange G färbt sie sich intensiv. Auf die feinen Strukturen der Membran, die in diesen Stadien noch nicht allzuviel Details erkennen läßt, will ich erst bei der Besprechung der größten Zellen näher eingehen. Viel auffallender als das doch im ganzen weniger charakteristische Auftreten der Membran erscheint schon in seinen ersten Anfängen der intensiv, nach Art des Chromatins färbbare Netzkörper. Er präsentiert sich zuerst meist als eine kalottenförmige, der Sphäre oft nur in einem Quadranten oder selbst noch in geringerem Umfange aufsitzende Bildung von intensiv dunkler Färbung (nach Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin) und meist schon von netzartig durchbrochener Struktur. Nur direkt vertikale Schnitte durch das schalen- oder becherartige Gebilde zeigen es gelegentlich als dichten undurchbrochenen Körper (Fig. 22), während die häufigen

Flächschnitte gleich vielen Vertikalschnitten eine Durchbrechung deutlich demonstrieren (Fig. 20, 21, 23, 26). Die Umfassung der Sphäre kann, wie gesagt, verschieden weit gehen, oft sieht man, daß die Sphäre, soweit sie dem Kern nicht anliegt, von dem Netzkörper schalenartig fast gänzlich umschlossen wird (Fig. 20, 21, 26). Der Körper besteht aus gröberen, ihrerseits wieder fein durchbrochenen Balken, die oft zwischen sich größere Lücken freilassen (z. B. gut sichtbar an der zweitgrößten der 5 vollgetroffenen Zellen in Fig. 20, ferner in Fig. 33). Durch diese Umfassung der Sphäre kommt es dazu, daß die Ränder des Netzkörpers bis nahe an den Kern herantreten, wie dies auf Fig. 20 u. 21, ferner in Fig. 26, wo aber der Kern erst auf einem der nächsten Schnitte erschien, ersichtlich ist. So kann die Sphäre bis zu mehr als zwei Dritteln ihres Durchschnittsumfanges eingeschlossen sein. Immer aber ist der Kontakt mit dem Kerne meist erst dann erreicht, wenn der Netzkörper eine beträchtlichere Ausdehnung aufweist, seine ersten, flach kalottenartigen Formen liegen immer ziemlich an dem vom Kerne abgewandten Sphärenpol. Es ist das, wie ich schon vorher betonte, ein Hauptargument gegen die etwaige Ableitung des Gebildes aus dem Kern, resp. aus dessen Chromatin. Außer dem dunkel färbbaren Netzkörper sieht man, namentlich in Kernnähe innerhalb normaler Zellen kaum jemals irgendwelche färbbare Körperchen, die man als ausgestoßenes Chromatin ansehen könnte. Vereinzelte isoliert liegende Körnchen, wie z. B. in Fig. 22, haben sicher keinen Bezug zu einem solchen Prozeß, dagegen spricht schon ihre außerordentliche Seltenheit. Nicht immer ist der Netzkörper schalig der Sphäre angelegt und von entsprechend geringer Dicke, gelegentlich und selbst noch auf frühen Stadien, wo er noch keinen Kontakt mit dem Kern erlangt hat, kann er eine mehr knäuelartige Gestalt aufweisen (Fig. 24) und die Sphäre, resp. die Centriolen freilassen, wie ich dies auch oben, Seite 170 für gewisse intraepidermale Stadien nachwies. In Fig. 25 endlich ist ein Netzkörper abgebildet, der, wie die Verfolgung der Serie lehrte, die Sphäre zu mehr als der Hälfte ihrer Oberfläche umhüllt, der freibleibende Sphärenpol ist aber nicht direkt dem Kern zugewendet, sondern etwas nach der einen Seite verschoben. Auf dem zweitnächsten Schnitte erscheint eine vollkommen nackte, lichte Sphäre, die aber noch in beträchtlichem Ausmaße auch dem Kern anliegt. Solche Fälle sind Ausnahmen und ändern an der oben geschilderten Sachlage nichts Wesentliches, haben vor allem meiner Ansicht nach

keinen Einfluß auf die Frage der nukleären Herkunft des Netzkörpers.

In diesen Zellen erscheint die Sphäre, wie bereits früher erwähnt, als ein lichter rundlicher Bezirk und in seinem Innern das Centriol, beziehungsweise die Centriolen in jener Variabilität der Zahl und Form, wie sie auch den netzkörperlosen Zellen eigen ist. In Fig. 24 erblickt man ein deutliches sehr kleines Diplosom, in den übrigen Figuren aus Gründen der gewählten Einstellung meist weniger scharfe Bilder komplizierterer Zentralkörper. Einen offenbar wegen der besonderen Feinheit der Struktur selteneren und auch für die photographische Wiedergabe schwierigen Befund zeigt die Fig. 22. Daselbst ist die Sphäre durch einen zarten, aber doch scharfen Kontur allseitig abgegrenzt (zweifellos auch gegen den Kern, doch infolge der engen Berührung nicht erkennbar), der Netzkörper liegt der Sphäre nicht unmittelbar an, sondern ist durch einen schmalen plasmatischen Zwischenraum von ihr getrennt.

Je größer und komplizierter der Netzkörper wird, desto mehr verändert sich die Form der Sphäre, sie geht aus der kugeligen in die elliptische und von dieser in die konkave dem Kern anliegende Form über. Der Kern selbst, der in den kleineren Zellen die eingebuchtete Gestalt oder Nierenform aus der früheren Periode beibehalten hatte (Fig. 21, 22, 23, 24), nimmt oft eine mehr oder weniger elliptische oder runde Gestalt an und die Sphäre, resp. der Gesamtkontur des die Sphäre einhüllenden Netzkörpers schmiegt sich seiner nach dem Zellinnern gewendeten Konvexität an (Fig. 30, 31, 33). Doch ist dies nicht allgemein der Fall, es zeigen oft noch weiter herangewachsene Zellen (Fig. 32, 48) die konkave Kernform. Je größer die Zellen werden, auf je mehr Schnitten die Sphäre erscheint, desto schwerer wird, auch angesichts der Zunahme stärker färbbarer, granulärer und fädiger Einschlüsse des Plasmas, die Auffindung der Centriolen, um so mehr als im weiteren Verlauf ihre Lage in der Sphäre nicht mehr eine zentrale bleiben muß, was schon aus der Fig. 26 hervorgeht. Durch die so verlaufenden Wachstumsvorgänge nimmt die Zelle eine Größe und Beschaffenheit an, welche auffallend an Eier erinnert, in denen etwa ein besonders gestalteter Dotterkern oder eine „couche vitellogène“ dem Kern anliegt. Man vergleiche hierzu die Fig. 30 (73 μ große Zelle) und namentlich die Fig. 31 (68 μ große Zelle) in welch letzterer vor allem der ausgesprochene Keimbläschencharakter des Kernes jedem Unbefangenen obigen Eindruck erwecken muß. Dabei sehen wir, daß sich die Struktur des Netz-

körpers gewissermaßen verfeinert hat und daß ein sehr zierlicher, die halbmond- oder nierenförmige Sphäre umgebender Gitterkorb entstanden ist.

Ich kann es schon jetzt nicht unterlassen, an die gerade in diesem Stadium sich aufdrängende Ähnlichkeit mit seinerzeit von anderen Autoren geschilderten Bildern zu erinnern und denke hierbei weniger an den, in den klassischen Objekten, wie z. B. in den Ganglienzellen, meist zentrisch orientierten und den Kern einschließenden „apparato reticolare" von Golgi und Kopsch als an die zur Sphäre in mit meinem Befunde ganz identischer Beziehung stehenden Centrophormien von Ballowitz oder die Zentralkapseln Heidenhain's. Auf diesen Punkt komme ich in der zusammenfassenden und kritischen Besprechung natürlich noch zurück.

Ich schließe diesem Abschnitte noch die Betrachtung zweier Zellen an, denen zuliebe ich die obere Größengrenze der eben behandlten Zellklasse sogar bis 100 μ ausgedehnt habe, und zwar mit Rücksicht auf den Umstand, daß es sich hier noch um zentralkapselähnliche, fast oder ganz geschlossene, dem Kern einseitig anliegende Netzkörper handelt, während in anderer Hinsicht die Zelle bereits weitere Fortschritte gemacht hat. Was zunächst Fig. 48 (93 μ im großen Durchmesser) betrifft, so handelt es sich hier wohl um einen verfrüht einsetzenden degenerativen Vorgang, der, wie weiter zu lesen sein wird, der normale Entwicklungsabschluß der *Lymphocystis* bei *Sargus* zu sein scheint. Das Plasma ist gelockert, wie schwammig durchlöchert, von fädigen Gebilden (Gerinnungsprodukten?) durchzogen, analoge Veränderungen in dem von einem dickwandigen, relativ feinmaschigen und dickbalkigen Netzkörper umschlossenen Sphärenplasma. Der Befund ist ganz vereinzelt. Mehr Aufmerksamkeit erfordert die 100 μ messende Zelle der Figur 32. Der gleichfalls dickwandige und wenig durchbrochene Netzkörper hat gegen den Kern hin eine kleine Öffnung, die Sphäre enthält eine größere und eine kleinere dunkel gefärbte körnige Bildung, deren Deutung als Zentralgebilde (Centriolen oder Gruppen solcher) mir wahrscheinlich, aber nicht ganz einwandfrei sichergestellt dünkt. Der Kern hat bereits jene charakteristische Gestalt und Beschaffenheit angenommen, die den folgenden Stadien eigentümlich sind. Er ist stark vergrößert, chromatinarm, der hier in Einzahl vorhandene (besser: in Einzahl vom Schnitt getroffene) Nukleolus ist gleichfalls vergrößert und enthält eine auffallend große Vakuole mit fädig-körnigem Inhalt, die, wie ich besonders betonen

möchte, allseits sehr deutliche Kernmembran ist in feine Falten gelegt, der Kern im allgemeinen konkav, mit gegen die Zellmitte gerichteter Konkavität. In der Peripherie des Zellkörpers erscheinen einzelne verschieden große schollenartige Ansammlungen dunkler färbbaren Plasmas, eine Strukturveränderung, die in weiterer Steigerung den großen Cysten ein spezifisches Gepräge verleiht und an gegebener Stelle eingehend besprochen werden wird. Diese Veränderung des Plasmas kann übrigens noch früher einsetzen, so ist sie in den kleinen Zellen (die größte mißt 70 μ) der Fig. 33 teilweise schon scharf ausgeprägt. Ich will auch bei diesem Detail den Hinweis anf die Tatsache nicht unterlassen, daß die Schollen keine auffallenden näheren topographischen Beziehungen, die als genetische gedeutet werden könnten, zum Kerne aufweisen.

Was diese zuletzt herangezogene Figur 33 betrifft, so sei hier eine Bemerkung zur Vermeidung eines leicht möglichen Mißverständnisses angefügt. Im oberen Teil dieser Figur, in enger Nachbarschaft zu der hier stellenweise flach getroffenen Epidermis, liegt ein Haufen kleiner Zellen mit bläschenförmigem lichtem Kern und dunklem Plasma. Dem, der meine bisherigen Schilderungen gelesen und ihrer Tendenz sich angeschlossen hat, wird sofort der Gedanke an Jugendstadien, die vielleicht aus dem Epithel ausgewandert sind, auftauchen. Auch ich hatte im ersten Moment die Freude dieses Eindruckes. Verfolgung der Serie aber lehrt, daß es sich um weiter nichts als um eine flachgetroffene Lage von Skleroblasten an einer Schuppe handelt und ich verweise zum Vergleiche auf die Figuren 20 und 21, wo eine solche Schuppe mit ihrer Skleroblastenschicht im senkrechten Durchschnitt erscheint. Immerhin lege ich Wert auf die Feststellung, daß Habitus und Struktur von dem Fische eigenen Zellen an dieser Stelle zu einer Verwechslung mit *Lymphocystis*-Jugendstadien Anlaß geben können und behalte mir vor, bei späterer Gelegenheit hierauf zurückzukommen.

Ich habe die mutmaßliche Entwicklungsreihe nunmehr von den kleinen, im Bindegewebe liegenden Stadien bis zu den etwa 100 μ messenden Formen in möglichst kontinuierlicher und ungestörter Weise verfolgt, weil zu einer solchen Betrachtung überreichliches Material vorlag. Fast nirgendwo fehlen, wenigstens in einzelnen Bezirken der Tumoren diese jüngeren Zustände, sie kommen ebensowohl einzeln, (Fig. 14, 15), wie in lockeren kleineren und größeren Haufen (Fig. 18, 20, 33) oder auch in dichteren traubigen Aggregaten von verschiedener Ausdehnung vor. Manchmal findet man auffallenderweise mitten zwischen ausschließlich großen Cysten eine kleinere

Zelle (Fig. 34, 34 μ im größten Durchmesser) gewöhnlich aber überwiegt das gesellige Vorkommen. Reihenbildungen, die an Knospungs- oder Teilungsvorgänge erinnern könnten, werden gelegentlich beobachtet (Fig. 18 rechts oben), doch liegt kein einziger sonstiger Anhaltspunkt für die Annahme einer Teilung vor. Gegen die Annahme, daß es sich bei diesen Nestern kleinster Zellen vielleicht um irgendwelche Sprößlinge einer Mutterzelle handelt, spricht außer dem vollkommenen Mangel eines Zeichens eines derartigen Vorganges auch der Umstand, daß gerade die kleinsten Zellen in solchen Fällen eine auffallend ungleiche Größe haben, während man doch gerade bei Teilsprößlingen eine gleiche Größe voraussetzen sollte (Fig. 20). Man gewinnt also mehr den Eindruck, als ob die Entwicklung des einzelnen Elementes in mehr oder weniger großer Unabhängigkeit von seinesgleichen vor sich ginge, wofür auch der schon mehrfach erwähnte Mangel jeglicher Zeichen einer Teilung während aller Entwicklungsstadien spricht. Wie sich diese Deutung mit der erwiesenen Tatsache des gehäuften Vorkommens, das ja sowohl den „reifen Stadien“ eigen ist, wie es auch einen meist ausgeprägten Charakter der Jugendzustände bildet, in Einklang bringen läßt, soll bei der übersichtlichen Betrachtung erörtert werden.

Nicht minder leicht, aber in weniger allmählicher und lückenloser Folge konnte ich die Weiterdifferenzierung der basiepidermoidalen Zellen in subepidermoidale mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit erschließen. Ich habe oben bereits die große Neigung der basiepidermoidalen Zellen hervorgehoben, sich von der Epidermis zu trennen und an der bindegewebigen Basalmembran hängen zu bleiben. Dabei sahen wir, wie ein Negativ der Zelle als konkave Einbuchtung an der Epidermisbasis ausgeprägt blieb. Ein ganz analoges Verhalten zeigen nun Zellen von weiter fortgeschrittener Größe und Differenzierung, welche ganz den oben beschriebenen gleichen, die ich mit einer Größe von etwa 30 bis 100 μ charakterisierte und die einen bereits wohl ausgebildeten Netzkörper besitzen. So sehen wir in Figur 4 zwei Zellen, von denen die linke 56 μ im langen Durchmesser hält, zwischen einem Flossenstrahlknochen und der Epidermis, von letzterer deutlich abgehoben und ihr Negativ an ihr hinterlassend. Da die jungen basiepidermoidalen Zellen bereits einen kleinen Netzkörper haben, so erfordert die Ableitung der größeren Zellen von ihnen nur ein Größenwachstum und man wird sich auf Grund der gesehenen Bilder einem solchen Eindruck nicht verschließen können. Es bleibt nur die Tatsache noch zu erörtern, daß in Figur 4 die beiden größeren Zellen deut-

lich vom Bindegewebe umschlossen sind, wenngleich die sie gegen die Epidermis abgrenzende Schicht so fein sein muß, daß sie gar nicht zum Ausdruck kommt. Aber die ganze Art und Weise der keilartigen Verbreiterung des Bindegewebes um die Zellen spricht für das Vorhandensein einer solchen unmerklich dünnen Membran. Demgegenüber steht unsere Annahme, daß die ganz jungen basiepidermoidalen Zellen wirklich der Epidermis angehören und über der Basalmembran liegen. Es könnte hier zweierlei angenommen werden. Entweder — und dies ist meine Ansicht — die junge Zelle sinkt bei weiterem Wachstum wirklich aus dem epithelialen Verbande in das Bindegewebe hinein und wird von der Basalmembran umwachsen oder — mir weniger plausibel — die Zelle gehörte von Beginn an nicht zum Epithel, sondern lag nur zwischen zwei Lamellen der Basalmembran, deren dem Epithel zugewandte von besonderer Feinheit ist. Wäre letzteres der Fall, so würde sich die ganze Sachlage insofern vereinfachen, als beiderlei Jugendzustände — die basiepidermoidalen und die im Bindegewebe liegenden — eigentlich dem Bindegewebe topographisch zuzurechnen wären und nur die durch besondere Umstände gegebene engere Beziehung der einen Art zum Epithel, die oben (Seite 173 u. 174) erwähnte, nach meiner Ansicht trophisch bedingten Differenzen bewirkt hätte. Auch diese Frage soll bei der übersichtlichen Betrachtung noch einmal zur Sprache kommen.

Was wir an den beiden großen Zellen der Figur 4 sehen konnten, nämlich ihre ursprünglich dichte, im Präparate oft durch Schrumpfung aufgehobene Anlagerung an die Epidermisbasis, läßt sich an zahllosen Zellen und zwar in allen Wachstumsstadien bis zu den größten „Cysten“ hinauf, in gleicher Weise feststellen (Fig. 5, rechts), so daß kein Zweifel besteht, daß außer der durch die Lagerung der jugendlichen Zellen im tiefen Bindegewebe bedingten gleichfalls tiefen Lage einer großen Menge von Cysten für einen anderen Teil derselben die subepitheliale Lage auf Grund ihrer Abstammung von „basiepidermoidalen“ Zellen erklärt werden kann. Für die Struktur der reifen Cysten, sowie für ihr weiteres Schicksal ist es ganz ohne Belang, von welcher Seite man sie herzuleiten hat; beide Entwicklungsreihen (wenn man einen solchen Ausdruck überhaupt gebrauchen darf) endigen in dem gleichen Ziele.

5. Die reifen „Lymphocystis“-Zustände.

a) Übergangsstadien.

Was nunmehr an Zellformen folgt, umfaßt eine in der Größe sehr wechselnde Menge von Gebilden, die im allgemeinen auf der gleichen Differenzierungshöhe stehen und nur im einzelnen eine stufenweise Fortbildung ihres Baues aus den bisher geschilderten Zuständen erkennen lassen. Es sind jene Stadien, welche wir, ohne dabei etwas Entscheidendes vorwegnehmen zu wollen, als „reife Zellen“ oder im Sinne der früheren Autoren „Cysten“ bezeichnen wollen. Letzterer Ausdruck mag dadurch gerechtfertigt sein, als nunmehr die Membran als eine stark ausgesprochene, scharf begrenzte, mehrfach geschichtete Zone in Erscheinung tritt und die Größe der Zellen bis zu der von mir eingangs erwähnten Maximalgröße zunimmt. Trotzdem meine Ausmessungen hinter denen von Awerinzew zurückbleiben (400 μ gegen 2000 μ), ist es mir nach den vorliegenden Angaben nicht zweifelhaft, daß mir in meinen reifen Stadien dieselben Befunde vorgelegen haben, wie Awerinzew in den seinen und daß nur die in bestimmter Tendenz erfolgten Deutungen letzteren Autors die großen Differenzen unserer Resultate bewirken. Selbstverständlich werden wir erwarten, in den kleineren Elementen der nun zur Sprache gelangenden Zellklasse am ehesten einen Anschluß an das bisher Erfahrene zu finden. Werfen wir zu diesem Zwecke einen Blick auf die Figur 35, die uns drei Zellen in ungefähr gleichem Entwicklungszustand zeigt, die freilich infolge verschiedener Schnittrichtung auch etwas voneinander abweichende Bilder ergeben. Der größte dieser Zelldurchschnitte, der auch nach seiner Konfiguration einen vollen mittleren Durchschnitt darstellt (rechte Zelle) hat einen längsten Durchmesser von 152 μ. Der Anschluß an ein früheres Stadium, etwa Figur 32 (100 μ groß) ist leicht herzustellen.

Der Netzkörper, von dem zunächst Notiz genommen werden soll, hat eine außerordentlich große Ausdehnung erfahren. Er erscheint auf dem Durchschnitte in einzelne Partien zerlegt. Das bedeutet, wie Flachschnitte durch die Netzkörperzone lehren, teils eine wirkliche Zerteilung des Netzkörpers, teils aber eine starke Ausdehnung der großen Zwischenräume zwischen seinen einzelnen gröberen Balken (Fig. 62). Infolgedessen sieht man auf einem Durchschnitte gelegentlich nur einige wenige, weit voneinander liegende Partien. Dieses Verhalten ist übrigens den größten

Schwankungen unterworfen, wir wollen dies bei der Beschreibung der ganz erwachsenen Cysten noch näher berücksichtigen. Von dem Netzkörper umschlossen, und dort wo er defekt erscheint, durch eine scharfe Grenze vom äußeren Plasma unterschieden, hat das Plasma der Sphäre eine entsprechende Ausdehnung und strukturelle Veränderung erfahren. Es ist zu einer großen Kugel oder einem etwas unregelmäßigem Gebilde herangewachsen, innerhalb dessen das Plasma sich in der Weise differenziert hat, daß in einer feinstrukturierten, schwächer färbbaren Grundsubstanz eine stärker färbbare granuläre Masse in Form von Körnchen und körnigen Fädchen erscheint, ein Charakter, der sich immer mehr ausprägt und auch den großen Cysten in besonders prägnanter Weise zukommt (Fig. 40). Die Netzkörperbestandteile, sowie auch der Kern liegen, wie dies aus dem ursprünglichen Verhältnis leicht ableitbar ist, außerhalb dieses Sphärenplasmas, das wir von jetzt ab, da es die innere Zone des Gesamtzellkörpers ausmacht, als Entoplasma bezeichnen wollen; Netzkörper und Kern liegen also in der nunmehr als Ectoplasma zu benennenden Zone. Nicht selten kann man bemerken, daß die Abgrenzung der beiden Plasmazonen, namentlich dort, wo kein Netzkörper liegt, durch einen schmalen Streifen besonders dunklen, mehr homogenen Plasma gebildet wird (mittlere Zelle von Fig. 35). Durch die starke Zunahme der inneren Plasmazone wird gleich dem Netzkörper auch der Kern in eine periphere Lage gedrängt, er hat an Größe zugenommen, wird immer deutlicher gelappt und von mehr unregelmäßiger Gestalt, im allgemeinen gegen das Zellzentrum konkav, der Nukleolus wird gleichfalls größer, unregelmäßig in der Form, das Kerngerüst, relativ schwächer färbbar, nimmt eine feinfädig-strahlige Struktur an (Fig. 39, 45). Morphologische Anzeichen einer Auswanderung geformter, namentlich chromatischer oder nukleolärer Elemente aus dem Kern sind in keinem Fall zu bemerken gewesen.

Das Ectoplasma enthält außer dem Kern und dem Netzkörper keine auffallenderen Einschlüsse und ist daher durch seine größere Homogenität und eine andere, je nach der Vorbehandlung intensivere (Fig. 36, 37, 40) oder schwächere (Fig. 39, 50, 59) Färbbarkeit vom Entoplasma unterscheidbar. Während sich beim Netzkörper die Tendenz zur Zerstückelung in oft sehr kleine Partieen und zur ganz peripheren kugelschalenartigen Anordnung (unter relativ starker Verdünnung des Ectoplasmas) geltend macht, behält der Kern in vielen Fällen seine mehr gleichmäßige Ausdehnung nach verschiedenen Dimensionen bei, wobei er auch rund bleiben (Fig. 44,

59) und infolge welcher Umstände er mehr oder weniger tief ins Entoplasma hineinragen oder scheinbar — infolge der Schnittführung — ganz darin liegen kann (Fig. 39, 45). Form, Ausdehnung, Größe und Verteilung von Kern und Netzkörper unterliegen übrigens, wie ich schon hier unter Hinweis auf ein paar Abbildungen (Figuren 2, 36, 38, 42, 45, 58, 59, 65) betonen will, mannigfaltigen, aber für den einzelnen Tumor mehr oder weniger spezifischen Variationen.

In dem sehr ausgedehnten und durch die Ausbildung der stark färbbaren körnig-fädigen Struktur veränderten Sphären-(Ento-)plasma ist jetzt die Auffindung der Zentralgebilde oder Centriolen kaum mehr möglich und niemals mit voller Sicherheit durchführbar. Daß sie nicht verloren gegangen sind, machen mir Befunde an den ganz erwachsenen Zellen im höchsten Grade wahrscheinlich.

Während die Zellen von etwa 150 μ Größe an (Fig. 35) im ganzen schon den Strukturcharakter der großen „Cysten" (mit Ausnahme einzelner Merkmale) tragen, bieten sie andrerseits noch das allgemeine Architekturschema der Jugendstadien: peripherer Kern, zentrale Sphäre, umgeben von dem hier schon etwas rarefizierten Netzkörper. Diese Anordnung verwischt sich mit weiterem Wachstum immer mehr, namentlich das topographische Verhältnis zwischen Kern und Sphäre wird undeutlich, indem der Kern oft ins Entoplasma, wenigstens zum Teil eindringt, dazu kommen eine Anzahl von Strukturveränderungen, die ich nicht so ausführlich besprechen würde, wenn sie nicht zu meiner Ansicht nach verfehlten Deutungen früherer Autoren, namentlich Awerinzew's Anlaß gegeben hätten. So entwickelt sich ungefähr von den Durchmesserwerten von 200 μ aufwärts das Bild der reifen Cyste, dem nunmehr eine ausführliche Auseinandersetzung gewidmet werden soll.

b) Die Membran.

Beginnen wir mit der Membran, die ich bisher in meiner Beschreibung etwas vernachlässigt habe. Auf den jüngeren Stadien ist sie schon ziemlich bald als doppelt konturierte Zone erkennbar, zeigt aber keine besonders markanten Eigenschaften; sie erscheint aus relativ homogenem, dichtem Plasma aufgebaut, oft, wie schon von anderen gesehen, radiär gestreift. Mit der weiteren Dickenzunahme während des Zellwachstums tritt eine deutliche Schichtung in mindestens zwei Lagen ein. Es ist erforderlich, geeignet differenzierte Präparate zur Untersuchung heranzuziehen, da bei zu geringer Entfärbung die Membran in ihrer

ganzen Dicke als ein gleichmäßig dunkles Gebilde erscheint. Das Dickenverhältnis der beiden Schichten schwankt ein wenig. Wenn wir Fig. 41 betrachten, so sehen wir bloß eine, nach außen von einer scharfen, dunklen Linie begleitete Membran, die gegen das granulierte Ectoplasma nur durch ihre fast homogene Beschaffenheit, aber dabei vollkommen deutlich abgegrenzt ist. Ähnlich verhält sich die Zelle der Fig. 50, doch erscheint hier erstens der äußere dunkle Kontur stärker und die innere Schicht sticht gegen das Ectoplasma durch ihre dunkle Färbung stark ab; dabei ist sie deutlich senkrecht gestrichelt, erinnert also an einen der bekannten Alveolarsäume einer Eizelle, und ist von einem solchen nur durch den scharfen Gegensatz gegenüber dem Protoplasma unterschieden. Der zarte, dünne, unregelmäßige Belag nach außen vom schwarzen Kontur gehört bereits sicher dem Bindegewebe an. In Fig. 45 ist eine kompliziertere Schichtung ausgesprochen. Hier hat sich zunächst eine Reihe resp. Lage von Körnchen an der Außengrenze des Ectoplasmas stärker gefärbt, darauf folgt die oben beschriebene alveoläre Lage und auf diese eine Zone, die nicht ganz scharf in eine äußere dunklere und eine sehr dünne innere lichtere Lage zerfällt; ich halte diese Zone für analog dem in den früheren Figuren beobachteten dunklen Kontur. Ganz außen folgt wieder eine Bindegewebslamelle, die (im oberen Bereich der Figur) von der *Lymphocystis*-Zelle zu einer anderen hinüberbiegt. In ganz besonderer Deutlichkeit treten die zwei Schichten in der Fig. 49 hervor. Dort liegt außerhalb der lichter gefärbten alveolären Zone eine etwa doppelt so dicke dunkel gefärbte Zone, in welcher keine weitere Struktur zu erkennen ist. Bezüglich der hier vermißten feineren Struktur der Außenzone geben die Fig. 51 u. 52 Aufschluß. Die Membran, die hier eine Gesamtdicke von 5,5 μ erreicht, läßt über der auf dem senkrechten Durchschnitte (Fig. 52) mehr homogen oder fein alveolär aussehenden Innenschicht eine aus stäbchen- oder körnchenartigen Elementen bestehende Außenschicht erkennen, die eine besonders distinkte Färbung angenommen hat. Im Flachschnitt präsentieren sich diese Elementarteilchen als unregelmäßig und ungleich gestaltete Körnchen, zwischen denen ein Netzwerk heller Lücken, jedenfalls eine farblos gebliebene Grundsubstanz erübrigt (Fig. 51).

Aus Beschreibung und Abbildung geht hervor, daß wir es in der Membran mit einer Differenzierung zu tun haben, die in einem relativ scharfen Gegensatz zu dem Zellprotoplasma steht. Da sie einen wenig plasmatischen Charakter hat, erscheint es gerechtfertigt, wenn wir sie nicht zu dem von uns so benannten Ectoplasma

rechnen, wenngleich sie ja sicher ein Differenzierungsprodukt desselben ist. Ich habe oben auf die Ähnlichkeit ihrer Innenzone mit den Alveolarschichten mancher Eier und anderer Zellen hingewiesen, es ist aber zu bemerken, daß die Struktur der letzteren ziemlich allmählich in die des übrigen Eiprotoplasmas übergeht, während die *Lymphocystis*-Membran viel eher das mehr selbständige Verhalten einer echten Eimembran oder einer Zona radiata aufweist. Ihre gewisse Eigenart (und besondere Festigkeit resp. Widerstandsfähigkeit) geht auch aus der noch zur Sprache kommenden Tatsache hervor, daß sie bei der Degeneration der *Lymphocystis*-Zelle erhalten bleibt und in besondere neue Verhältnisse eintreten kann.

c) Das Ectoplasma.

Das Protoplasma der *Lymphocystis*-Zelle zeigt je nach deren Größe und Entwicklungszustand etwas verschiedene Verhältnisse, für die man zwar gewisse allgemeine Regeln, durchaus aber keine in jedem Falle durchgreifende Gesetzmäßigkeit nachweisen kann. Es kann oft beobachtet werden, daß Strukturveränderungen, wie sie gewöhnlich den größten und „reifsten" Elementen zukommen, auch schon in kleineren Zellen mehr oder weniger deutlich auftreten.

Was zunächst das Ectoplasma betrifft, so haben wir es auf einem Zustand verlassen, wo es (Fig. 35) als noch immer ansehnlich breite Zone die noch annähernd kugelig begrenzte Entoplasma- oder Sphärenmasse umgreift und den Kern enthält, abgesehen davon, daß dieser mit seiner inneren Fläche direkt an das Entoplasma stößt. Es erfolgt nun meistens eine starke Verschmälerung des ectoplasmatischen Mantels, die dazu führen kann, daß letzterer als ziemlich gleichmäßiger dünner Ring die innere Masse umfaßt (Fig. 39, 41). Im allgemeinen kann man die Regel aufstellen, daß der Ectoplasmamantel in seiner Dickenverteilung sich in einer Abhängigkeit von der weiteren Ausbildung des Netzkörpers befindet. Ist letzterer mehr oder weniger kontinuierlich, d. h. nur mit schmalen Lücken zwischen seinen einzelnen entweder wirklich oder nur scheinbar durch den Schnitt getrennten Teilen rings verteilt, so ist auch die Ectoplasmaschicht entsprechend kontinuierlich und gleichmäßig; sie kann, wenn die Netzkörperteile sehr schmal sind und sehr an die Peripherie gedrängt liegen, auch sehr schmal und in diesem Falle oft gar nicht recht bemerkbar sein (Fig. 45); sie ist breiter dort, wo der Netzkörper massivere Ansammlungen aufweist (Fig. 37) oder wenn seine Stücke nicht so weit an die Peripherie

verlagert sind (Fig. 41). Nicht selten tritt im Ectoplasma, wenn es von beträchtlicherer Dicke ist, eine sogar mehrfach wiederholte konzentrische Schichtung dunklerer und hellerer Zonen auf (Fig. 50). In diesem Bilde sieht man auch bereits einen Zustand, der zu anderen Verhältnissen hinüberleitet. Das Ectoplasma bildet hier an der Stelle, wo gerade ein größerer Netzkörperklumpen liegt, eine Verdickung, einen Vorstoß gegen das Entoplasma.

Endlich kann es dazu kommen, daß entsprechend diesen verdickten Stellen des Ectoplasmas letzteres in fast oder völlig getrennte Partien zerfällt (resp. auf dem Schnitt zu zerfallen scheint, in Wirklichkeit hängen diese Partien oft noch durch Stränge untereinander zusammen), wie die Fig. 36 und 58 in bezeichnender Weise lehren. Daher kommt es, daß in größeren Zellen sehr oft das Entoplasma zwischen den verschieden großen Ectoplasmaansammlungen bis in die Nähe der Membran oder wirklich an dieselbe heranreicht und die ursprüngliche Beziehung der beiden Teile des Zelleibes nicht mehr klar erkennbar ist.

Was für den Netzkörper gilt, gilt auch in vielen Fällen für den Kern, auch er findet in breiteren Ectoplasmaschichten hinreichend Platz. Aber dies ist nur in jüngeren Zuständen der Fall, bei seiner bedeutenderen Größe erfordert er viel öfter Vorsprünge des Ectoplasmas nach innen (Fig. 36, 42) oder verursacht mehr oder weniger selbständig aussehende Ectoplasmaanhäufungen. Da aber das Ectoplasma bei immer weiter gehender Größenzunahme der *Lymphocystis* auf einen immer geringeren Durchmesser herabsinkt, dem zwar der Netzkörper folgen kann, der aber dem Kern bei dessen außerordentlicher Größenzunahme und Formveränderung keinen genügenden Raum mehr gewährleisten kann, ist der Kern gezwungen, und hierzu gibt seine von Anfang an gegebene Berührung mit dem Entoplasma (Fig. 35) Anlaß, sich in das letztere mehr oder weniger weit, ja bis in dessen Zentrum, hineinzudrängen, so daß auf mittleren Durchschnitten, wenn sie in entsprechender Richtung geführt sind, der Kern eine zentrale entoplasmatische Lage einzunehmen scheint (Fig. 38, 39). Die Verfolgung der Serie lehrt aber auch in diesen Fällen, daß er an irgendeiner Stelle an die Zellperipherie anstößt. Durch die allgemeine periphere Verdrängung des Netzkörpers und die in oft abenteuerlicher Lappenform erfolgende zentrale Erstreckung des Kernes kann es in manchen Bildern dazu kommen, daß, entgegen dem ursprünglichen Nebeneinander von Kern und Sphäre, resp. Netzkörper, der erstere von letzterem allseits umgeben erscheint (Fig. 35, 38, 39, 46). In

selteneren Fällen kommen *Lymphocystis*-Zellen zur Beobachtung, in welchen das Ectoplasma eine besonders starke Anhäufung an einer Stelle aufweist, so daß auf dem Schnitte die Zelle wie halbiert aussieht. Gewiß spielt hier auch ein gewisser Grad von peripherer Schnittrichtung eine Rolle, aber sicher nicht die ausschließliche. Die Zellen der Fig. 44 erwiesen sich wirklich als zur guten Hälfte aus Ectoplasma bestehend, wobei darauf hingewiesen sei, daß in der linken der Kern wirklich in diesem eingelagert ist, in der rechten jedoch von einer schmalen Zone Entoplasmas umgeben erscheint, woraus man schließen kann, daß er von irgendeiner anderen Stelle des ectoplasmatischen Mantels aus in das Entoplasma hineinragt.

Um endlich zu zeigen, wie sich das Verhältnis von verdünntem Ectoplasma zum Entoplasma auf dem Tangentialschnitt durch die Zellperipherie darstellen kann, verweise ich auf Fig. 43, in welcher eine größere Fläche dunkel gefärbten Ectoplasmas, welche Teile des Netzkörpers und des großen gewundenen Kernes enthält, von verzweigten Strängen des gegen die Peripherie vorragenden helleren Entoplasmas durchsetzt ist.

d) Das Entoplasma.

Ganz kurz soll hier noch die feinere Struktur des Entoplasmas besprochen werden, freilich mit Vermeidung aller zu unserem Thema in keinerlei Beziehung stehenden Fragen bezüglich Elementarstruktur des Plasmas und ähnlicher Dinge.

Das Entoplasma sticht gegen das Ectoplasma durch seine mehr inhomogene Beschaffenheit und stärkere Färbbarkeit einzelner Bestandteile meist in auffallender Weise ab und ist daher in seiner Ausbreitung und Verteilung schon bei schwächeren Vergrößerungen deutlich zu überblicken. Daß diese Verteilung identisch ist mit der Ausfüllung des vom Ectoplasma freigelassenen Raumes und daß außerdem im Entoplasma beträchtliche Teile des Kernes Unterkunft finden müssen, geht aus dem Vorhergegangenen als selbstverständlich hervor, macht daher eine besondere Beschreibung entbehrlich.

Das Strukturbild des Entoplasmas ist im allgemeinen dasjenige, wie es in den Fig. 35, 37, 39, 40, 41 gezeigt wird. In einer lichteren Grundsubstanz sind intensiv färbbare Körnchen und kurze Fädchen eingelagert, welche dem Ganzen eine gewisse netzig-spongiöse oder gerinnselige Beschaffenheit verleihen. Ohne behaupten zu wollen, daß dieser Zustand wirklich getreu der vitalen Plasmastruktur entspricht, sei doch daran erinnert, daß die Untersuchung

des frisch zerquetschten Objektes mir wie meinen Vorgängern den Eindruck einer zähen rahmartigen Masse mit eingelagerten körnigen und fädigen Teilen hervorgebracht hat. Dieses Strukturbild beherrscht nun in weitaus der größten Zahl der Zellen die ganze Schnittfläche des Entoplasmas. Doch kommen einzelne besondere Züge, namentlich in den höchsten Größenklassen von *Lymphocystis* dazu. Es ist hier zunächst zu erwähnen das Auftreten schollenartiger, meist kreis- beziehungsweise kugelrunder Partien von mehr homogener oder feinstrukturierter Beschaffenheit, ähnlich dem Ectoplasma, die manchmal schärfer, manchmal weniger scharf gegen ihre Umgebung abgegrenzt sind und das Bild der gleichmäßig körnig-netzig-schwammigen Entoplasmabeschaffenheit stellenweise beträchtlich beeinflussen (Fig. 45, 47 usw.) Diese Schollen erscheinen je nach dem Differenzierungsgrad manchmal recht blaß (Fig. 45), manchmal jedoch ziemlich dunkel gefärbt und sind, offenbar infolge stärkeren Flüssigkeitsgehaltes, einer Schrumpfung bei der Fixierung in höherem Grade ausgesetzt als ihre Umgebung. So sind diese Schollen auf Fig. 47 durch sicher artefizielle Spalträume von der Umgebung abgesetzt und auf Fig. 38 ist sogar eine einseitige „Verschwemmung“ dieses Schollenplasmas, sicher in der Richtung des eindringenden Fixierungsmediums deutlich wahrnehmbar. Die Entoplasmaschollen sind ohne Zweifel immer kugel- oder ballenförmige, voneinander völlig getrennte Massen, sie stehen untereinander durch keinerlei Balken oder Stränge in Verbindung. Auffallen muß es in einem gewissen Grade, daß diese Schollenbildung vornehmlich an den großen Zellen der oberflächlichen Tumorpartien eintritt; aber da dies einerseits weder eine ausschließlich durchgreifende Regel ist, und häufig gerade an der Oberfläche die größten, also „reifsten Cysten“ liegen, andererseits oft genug auch tiefliegende Zellen dieselbe Erscheinung aufweisen, ohne daß sie in oberflächlich darüber liegenden zu bemerken wäre, fällt der Verdacht auf ein Fixierungsartefakt größtenteils zusammen.

Im Zusammenhang mit dem obenerwähnten Umstand, daß die runden Schollen voneinander isolierte Gebilde und nicht etwa der Ausdruck eines Balkenwerkdurchschnittes sind, möchte ich noch hervorheben, daß ihre Färbung stets deutlich grau ist (in Eisenhämatoxylinpräparaten), während die Nucleolen der Kerne einen ausgesprochen bräunlichen Farbenton aufweisen, und daß ihre Lage, beziehungsweise ihr erstes Auftreten ebensowohl in Kernnähe (Fig. 46), als ziemlich weit entfernt vom Kerne (Fig. 47) sich darbieten kann. Diese Bemerkung bezieht sich auf eine be-

stimmte, im weiteren Zusammenhange noch zu kritisierende Angabe Awerinzew's.

Eine vergleichsweise viel seltenere und stets auch nur in bedeutend geringerem Ausmaße zu beobachtende Strukturerscheinung des Entoplasmas sind verzweigte Stränge verdichteter, daher dunkler färbbaren Plasmas, die unter Umständen auch an den Kern herantreten können (Fig. 42) und über die, da sie zweifellos nichts anderes als schmale ins Innere vorspringende Ectoplasmaleisten darstellen, nicht viele Worte zu verlieren wären, wenn sie nicht auch in der oben angedeuteten Kritik Awerinzew's eine gewisse Rolle zu spielen hätten.

Wenn ich nur noch ganz kurz darauf eingehen darf, was die Bedeutung der modifizierten Entoplasmapartien sein mag, so muß dies mit dem allgemeinen Vorbehalte geschehen, daß ja eine Erkenntnis gerade auf dem Gebiete der Plasmastruktur nur etwas ungemein Schwieriges und Unsicheres sein kann, wenn man nicht allzuviel Phantasie und Hypothese mitspielen lassen will. Eines kann ich jedoch mit ziemlicher Sicherheit aussprechen: daß nämlich die geschilderten Plasmaschollen bereits jenem Teile des Lebenslaufes der *Lymphocystis*-Cysten angehören, den ich als die degenerative Periode bezeichnen möchte und der, da er mir das normale Ende der Entwicklung darzustellen scheint, noch den Gegenstand einer besonderen Betrachtung bilden wird.

Ausschließlich spezifisch für das Entoplasma sind übrigens schollenförmige Verdichtungen nicht, es kommen solche gelegentlich auch im Ectoplasma, namentlich verhältnismäßig jugendlicher Elemente vor (Fig. 32 und 46).

e) Die Kerne.

Höchst auffallende Umformungen und strukturelle Veränderungen machen während des Wachstums der *Lymphocystis* die Kerne durch. Wir haben gesehen, daß die Kerne der Jugendstadien in keiner Hinsicht Charaktere aufweisen, welche nicht mit denen von Metazoenkernen vereinbar wären. Stets ist eine deutliche Kernmembran, ein größerer Nucleolus, ein intensiv färbbares Chromatingerüst, ausgedehnte Nucleoenchylemräume vorhanden, die Form, zunächst kugelig oder ellipsoidisch, wird mit deutlicherer Ausbildung der Sphäre nieren- oder bohnenförmig — kurz, einem naiven Beobachter würde nichts ferner liegen, als in diesen Kernen und überhaupt der ganzen Zellorganisation etwas Fremdartiges zu suchen. Das Bild ändert sich mit weiterem Heranwachsen

der Zelle, ohne daß aber eine entscheidende Steigerung der Ähnlichkeit mit Fremdzellen, etwa Protozoen, eintreten würde. Wenn auch der Gasamtbau der Zelle ein wesentlich anderer wird, es wird dadurch um nichts wahrscheinlicher, daß es sich in *Lymphocystis* um ein Protozoon handelt. Ich halte es für geboten, dieses schon vorher angedeutete Ergebnis auch hier, obwohl mitten in der Beschreibung meines Befundes begriffen, nachdrücklichst zu betonen.

Indem der Kern heranwächst, ändert sich meist seine Form. Zunächst treten (Fig. 32, 45) schwächer ausgeprägte Kerben bzw. Lappen und Vorsprünge auf, die bei weiterem Fortschreiten zu tiefen Furchen, keulenartigen und leistenförmigen Vorsprüngen werden können (Fig. 53). In vielen Fällen macht sich ein starkes Wachstum des Kernes in einer Dimension geltend, was zur Bildung von unregelmäßig wurstartigen, abwechselnd eingeschnürten und erweiterten Formen führt, wobei der Kern mehr gestreckt (Fig. 39) oder kringelförmig eingebogen sein kann (Fig. 38). Die Schnittführung tut das Ihre dazu, um das Bild zu komplizieren, indem Teile des Kernes von größerem oder geringerem Umfange abgetrennt erscheinen und ohne Verfolgung der Schnittreihe eine völlige Fragmentation des Kernes vortäuschen können. Die Membran ist oft in feine Fältchen gelegt, ähnlich wie bei den Keimbläschen der Amphibieneier und die dazwischen liegenden Vorsprünge sind gleichfalls oft von sehr kleinem Kaliber. Trifft man einen Kern mit stark gefältelter Membran oberflächlich, so erscheint diese vielfach durchschnitten als ein System von scharfen, schwarz gefärbten mäandrisch und unregelmäßig verlaufenden Linien (Fig. 53). Während größere Kernteile infolge des gewundenen Kernverlaufes gelegentlich abgeschnitten erscheinen können, ist das bei den kleineren Vorsprüngen, da sie meist nicht sehr hoch und mehr leistenartig als finger- oder sackartig geformt sind, nur selten der Fall. Ich fand nur wenige Fälle, wo winzige Vorsprünge des Kernes isoliert lagen und, wenn man will, den Anschein wirklich abgetrennter kleiner Kerne erwecken konnten. Die Verfolgung der Nachbarschnitte klärt jedes derart mögliche Mißverständnis sofort auf (Fig. 54). Es sind dies, wie ich hervorheben möchte, die einzigen Beobachtungen, in welchen scheinbar kleine Kerne außer dem Hauptkern vorlagen. Abgesehen von ihrem nachweislichen Zusammenhang mit dem Hauptkern, wären diese Gebilde auf keinen Fall im Sinne der anderen Autoren als „Sekundärkerne“ anzusprechen, da sie im besten Falle vom Hauptkern, aber keineswegs von „Chromidien“ oder ähnlichen Dingen abzuleiten wären. In der Fig. 54 liegen zwei dieser kleinen

Gebilde scheinbar ganz isoliert, ein drittes (das rechte) steht im Zusammenhang mit dem Kern. Auffallend ist die zufällige Anwesenheit je eines kleinen Nucleolus in jedem dieser Kernfortsätze. Vielleicht sind die Nucleolen in gewissem Grade die Ursache der Erscheinung.

Nicht für alle Kerne trifft das hier Geschilderte in gleicher Weise zu. Namentlich unterbleibt in vielen Tumoren die abenteuerliche Umgestaltung der äußeren Kernform und es scheint mir, als ob das Verhalten je nach dem untersuchten Fischindividuum verschieden sei. So sehen wir in Fig. 2 relativ einfache sphärische oder nierenartige Kernformen, desgleichen in Fig. 68. Namentlich diese Figur mit ihren runden, sehr keimbläschenähnlichen Kernen und dem als schmale Zone an die Peripherie verdrängten Netzkörper, der dadurch leicht übersehen wird, läßt es begreiflich erscheinen, daß eine Ähnlichkeit mit Eiern sich aufdrängt. Ich konnte mich überzeugen, daß in Zschiesche's Objekt eben der hier abgebildete Zelltypus vorherrschte, so daß er, da er infolge der mangelhaften Konservierung die anderen Strukturen nicht beachtete, zur Diagnose „Eier“ kam.

Der innere Bau der Kerne verändert sich mit deren Wachstum außerordentlich stark. Es tritt, wie auch die früheren Autoren angaben, eine Verarmung an Substanz, namentlich an Chromatin ein. Große Kernsafträume enthalten ein auf gewisse Stellen einstrahlendes, aus feinen schwach färbbaren Fäden bestehendes Gerüst, dessen Knotenpunkte den Farbstoff etwas intensiver zurückhalten. Meist ist ein großer mannigfaltig gestalteter Nucleolus vorhanden, der auch größere Vakuolen einschließen kann (Fig. 32, 45, 46). Gelegentlich findet man eine größere Anzahl kleiner nucleolenartiger Gebilde (Fig. 39), ähnlich wie in den Keimbläschen der Amphibien und Selachier. In keinem einzigen Falle kann man etwas sehen, was auf die Ausstoßung geformter Kernbestandteile, sei es chromatischer, sei es nucleolärer Natur, hinweist. Gerade die Umgebung des Kernes ist stets frei von irgendwelchen Körpern dieser Art, von den längst nicht mehr vorhandenen nachbarschaftlichen Beziehungen zu dem Netzkörper ganz abgesehen.

f) Vermutliche Zentralkörper.

Bevor ich an die Schilderung des Netzkörpers und seiner Veränderungen schreite, sei noch einer Struktur des Entoplasmas gedacht, die in manchen und gerade in den bestkonservierten Präparaten eine auffallende Erscheinung verursacht.

Ich habe oben betont, daß mit der größeren Ausdehnung des auf die Sphäre rückführbaren Entoplasmas, die innerhalb ersterer bis dahin leicht und sicher nachweisbaren Zentralgebilde (Centriolen) sich der Aufmerksamkeit entziehen. Wenn man nun weiter entwickelte Zellen, und zwar vornehmlich solche, in welchen die Entoplasmaschollen noch nicht aufgetreten sind, betrachtet, fallen einem dunkler färbbare, dicht, oft nahezu homogen strukturierte Körperchen auf, die in Mehrzahl vorhanden sind und in verschiedener Größe und Anordnung auftreten können. Eine Verwechslung mit etwa erst vereinzelt auftretenden Entoplasmaschollen ist auf Grund ihrer noch zu beschreibenden Merkmale ausgeschlossen. Wir sehen je einen solchen Körper in Fig. 37 u. 55, ihrer drei in Fig. 58, eine größere Anzahl, beziehungsweise Gruppen davon in Fig. 59 und 60, und auch noch andere Abbildungen (Fig. 56, 57, 61) sind ihrer Darstellung gewidmet.

Es sind kugelrunde Gebilde von wechselnder bis maximal ungefähr 20 μ Größe, gelegentlich mit kleinen Vakuolen (Fig. 60) versehen und mit der Fähigkeit einer eigentümlichen Gruppenbildung begabt, derzufolge kleine kettenförmige Aggregate unter gegenseitiger Anschmiegung und Abplattung der verschieden großen Kügelchen entstehen (Fig. 57, 60, 61). Ein unbefangener Beobachter würde hier sehr leicht auf den Gedanken einer Sprossung oder Knospung geraten, die Bilder ähneln tatsächlich in hohem Grade solchen von der Vermehrung eines Hefepilzes. Von feineren Strukturen im Innern dieser Körperchen ist selten etwas Markantes zu sehen. Ich habe jedoch außer den erwähnten Vakuolen gelegentlich Verdichtungen der Substanz in Form von intensiv bis schwarz färbbaren Körnchen gefunden, wie dies in Fig. 56, der das Körperchen aus Fig. 55 zugrunde liegt, zum Ausdrucke kommt. Füge ich noch hinzu, daß sehr oft um diese Körperchen eine ausgesprochene, wenn auch nicht immer gleich deutliche strahlige Anordnung des Entoplasmas stattfindet (Fig. 59), so habe ich das Wesentliche ihrer positiven Eigenschaften erwähnt und betone noch, daß keine derselben den erwähnten Entoplasmaschollen zukommt, und vor allem auch die so leicht eintretende, letztere kennzeichnende Schrumpfungsfähigkeit, den hier besprochenen Körperchen völlig mangelt. Sie bleiben immer rund, liegen nie in einer Plasmalücke und bestehen dementsprechend wohl aus einer festen, flüssigkeitsärmeren Substanz.

Die erwähnten Eigenschaften, Kugelform, mutmaßliche Knospung, Einschluß von färbbaren Körnchen, festere

Beschaffenheit, Plasmastrahlung legen den Gedanken nahe, daß wir es hier mit **multiplen Zentralgebilden** zu tun haben. Welche Deutung im Detail geboten ist, kann nicht leicht entschieden werden. Wenn wir den Anschluß an die zunächst in den Jugendstadien vorhandenen unzweifelhaften Centriolen suchen, so wären wohl als den letzteren homolog nur die gelegentlich im Innern der Kügelchen beobachteten stark färbbaren Granula — in Fig. 56 z. B. in Gestalt eines regelrechten Diplosoms — anzusprechen. Die Kugeln selbst wären als Centroplasmakugeln oder Centrosomen im Sinne der heute wohl allgemein gültigen Anschauungen (Meves, Heidenhain, Joseph u. a.) zu bezeichnen. Auffallend wäre nur die Knospung dieser Gebilde, die Heidenhain bekanntlich als besonders charakteristisch für die „Centriolen" betrachtet, von der aber bei Centrosomen bisher in der Literatur nicht die Rede war. Doch ist es ja nicht unwahrscheinlich, daß der höchst einzigartige Befund, der im ganzen hier vorliegt, auch auf dem Gebiete der Zentralkörperlehre eine Neuheit enthält. Ich will jedoch, da das Material zur Entscheidung der auftauchenden Fragen sicher nicht ausreicht, auf weitere Auseinandersetzungen in dieser Richtung vorläufig verzichten. Ich möchte nur ehrlicherweise den Umstand in Erinnerung bringen, daß es mir bisher nicht gelungen ist, eine Kontinuität zwischen den Centriolen der Jugendstadien und den hier beschriebenen „Centroplasmakugeln" nachzuweisen, daß vielmehr letztere ziemlich unvermittelt in den „reifen" Zellen auftauchen, möglicherweise in der Art, daß sich um die bisher nackten, daher in ihrer granulären Umgebung kaum auffindbaren Centriolen das Centroplasma in einer bestimmten Periode differenziert.

Daß überhaupt multiple Zentralgebilde zur Ausbildung gelangen, kann nicht wundernehmen, wenn man in Rücksicht zieht, daß bereits eine ganze Reihe von Fällen bekannt ist, in denen Zellen ein Riesenwachstum erfahren (Heidenhain bei Knochenmarks- und anderen Riesenzellen, ich bei Amöbocyten von *Lumbricus*, andere Autoren bei Riesenspermatogonien usw.) und gleichzeitig eine entsprechende Vermehrung der Zentralgebilde eintritt. Hierbei zeigt sich auch insofern eine Analogie, als dieser Vermehrung der Zentralgebilde keineswegs auch immer eine solche der Kerne entsprechen muß (Heidenhain).

Zum Schlusse die Bemerkung, daß diese Centroplasmakugeln substanziell von Nucleolen ganz verschieden erscheinen, was sich in ihrer immerhin fein granulären oder netzigen Struktur gegenüber

der ganz homogenen der Nucleolen und in ihrer Färbung (grau gegen bräunlich) genügend kundgibt. Auch fehlt jeder topographische Anhaltspunkt für die Ableitung dieser Körper aus dem Kerne.

g) Die Netzkörper (Centrophormien).

Die Schicksale des Netzkörpers in den größeren Zellen sind gelegentlich des bisher Gebrachten schon vielfach zur Sprache gekommen, so daß hier nur mehr eine übersichtliche Zusammenfassung der vorliegenden Beobachtungen erforderlich wird. Wenn ich zu betonen Gelegenheit hatte, daß der Netzkörper während des Überganges von den kleineren zu den größeren Zelldimensionen sich zunächst durch Erweiterung seines groben Maschenwerkes auseinanderzieht und auf dem Schnitte in einzelne Stücke zerfallen zu sein scheint, so wird diese scheinbare Zerlegung in den Endstadien der Entwicklung zur Wirklichkeit. Der Tangentialschnitt einer größeren *Lymphocystis* (Fig. 62) zeigt uns ein Stadium dieses Zerfällungsvorganges. Wie wir nun bereits bezüglich der Formänderungen des Kernes zeigen konnten, schwankt auch die Art der Zerlegung des Netzkörpers innerhalb weiter Grenzen in den einzelnen Tumoren, resp. in den einzelnen erkrankten Fischindividuen. Der häufigere Fall, der zugleich mit der komplizierten Kernform (starke Lappung und Krümmung) eintritt, ist die Zerfällung in kleinere Partien, die sich im allgemeinen ziemlich gleichmäßig, wenn auch mit Variationen in der Größe der freien Zwischenräume, in der ganzen Zellperipherie verteilen (Fig. 37, 38, 39, 41, 45, 47, 58 u. a.). Die einzelnen Stücke zeigen die differentesten Größen und Formen. Teilweise defekte Hohlkugeln, Wurstformen, unregelmäßig zackige und schollige Gestalten, manchmal recht kompakt, manchmal wieder mehr oder weniger zierlich gefenstert und durchbrochen, sind bloß ein Teil der großen Erscheinungsfülle, die besser als durch Beschreibung durch eine Reihe meiner Abbildungen illustriert wird. Gewöhnlich sind diese Stücke in der radialen Richtung der Zellen recht dünn, können aber in der zirkulären Richtung eine bedeutende Ausdehnung, bis zu einem Achtel- oder Viertelkreisbogen erreichen. Es kann auch selbst in späten Entwicklungsstadien ein ziemlich zusammenhängender, wenn auch vielfach durchbrochener Teil einer Kugelschale (Fig. 38) aus dem Netzkörper gebildet werden.

Übergänge zu dem anderen Extrem stellen Bilder dar, wie Fig. 36, 49, 50. Dort sind es einzelne größere, auch in radialer Richtung ausgedehntere Netzkörperpartien, entsprechend einem lokalen

stärkeren Vorspringen des Ectoplasmas, welche in verhältnismäßig geringerer Anzahl, also in weiteren Distanzen in der Zellperipherie verteilt sind. Bei diesen Körpern merkt man schon ein Verhalten, das übrigens auch den kleineren Stücken nicht ganz fremd ist, nämlich die Tendenz zur Bildung von gerundeten, dabei aber gekerbten und gelappten knolligen Massen. Das Extrem dieser Richtung ist dann meist jenen Zellen eigen, in welchen der Kern eine einfachere Gestalt beibehält (Fig. 2, 55, 65). Da sieht man in einem Schnitt durch solch eine Zelle, meist nur zwei, ja selbst nur ein, gelegentlich sogar überhaupt kein Netzkörpergebilde (Fig. 55). Die Form dieser Körper geht im allgemeinen aus den Abbildungen hervor, doch möchte ich betonen, daß außer den unregelmäßig gelappten Knollen auch Gebilde vorkommen, die, bei Einhaltung einer bestimmten Dicke in radialer Richtung im Schnitt, gleichmäßig wurstartige Bildungen darstellen, die ein Ausdruck entsprechender Teile einer gleichmäßig dicken Kugelschale sind (Fig. 2, unten links). Diese Körper enthalten eine verschieden große Zahl größerer rundlicher Lücken, während ihre Substanz in oft sehr zierlicher Weise von einem feinen Maschenwerk durchbrochen erscheint (Fig. 63, 64). Die plasmatische Ausfüllung der größeren Lücken, resp. Vakuolen ist oft stärker färbbar und macht einen homogeneren Eindruck als das umgebende *Lymphocystis*-Ectoplasma. Ein Zerfall der Netzkörperstücke in kleinere, etwa kugelige oder körnige Elemente ist bis auf wenige, vielleicht hierherzurechnende, aber sicher nicht wesentliche Befunde, niemals zu beobachten gewesen, soweit es sich noch um vollkräftige Zellen handelt.

Es muß übrigens nicht immer die Zellform mit rund und einfach gestaltet bleibendem Kern die großen, weniger gelappten Netzkörper enthalten, sondern es kommen auch Kombinationen von solchen Kernen mit stark fragmentierten Netzkörpern vor (Fig. 59 u. a.).

Die Färbbarkeit des Netzkörpers ist tatsächlich, wie es die früheren Autoren mehrfach betont haben, eine mit der des Chromatins sehr übereinstimmende, ich bin aber weder hier noch in vielen anderen Fällen geneigt und in der Lage, jene weitgehenden Konsequenzen daraus zu ziehen, wie sie von den extremen Anhängern der Chromidienlehre, so auch von Awerinzew für erforderlich gehalten werden. Denn ich halte das tinktorielle Verhalten an sich allein für ein vollkommen ungenügendes und unverläßliches Argument.

In sehr wenigen Zellen, deren Anzahl im Verhältnis zu den überhaupt untersuchten eine verschwindende genannt werden muß,

fand ich eine Erscheinung, die ich deswegen hervorhebe, weil etwas Ähnliches in den Ableitungen Awerinzew's offenbar eine wichtige Rolle spielt. Es ist das ein haufenweises, dicht gedrängtes Vorkommen stark färbbarer Körner in jener Plasmazone, die für gewöhnlich der Sitz der Netzkörper ist. Fig. 65, rechte Zelle oben, erläutert dieses Vorkommnis, dem eine besondere Bedeutung beizulegen ich nicht in der Lage bin, eher glaube ich, daß es sich — schon seine Seltenheit spricht dafür — um einen abnormen und frühzeitig einsetzenden Degenerationsvorgang im Netzkörper handle. Solche Granulahaufen können in den betreffenden Zellen auch in Mehrzahl auftreten. Die Körnchen zeigen kein bestimmtes morphologisches Charakteristikum und es fanden sich auch anderwärts keine Bilder, die eine Deutung als anschließende Stadien gerechtfertigt hätten. In der Mitte des Haufens scheint oft noch eine kompaktere Kugel der gleichen Substanz zu liegen.

6. Degenerationserscheinungen, Reaktionen der Umgebung.

Somit glaube ich die *Lymphocystis*-Zelle in ihrer Entwicklung so weit verfolgt zu haben, als dieselbe einen progressiven Charakter aufweist. Alle Bemühungen, von diesem Höhepunkte an Eindrücke zu gewinnen, die einer irgendwie gearteten Form von Vermehrung, Zerfallteilung, Sporenbildung usw. entsprechen könnten, waren vergebens. Im Gegenteil, ich fand, daß ein großer Teil der Zellen nunmehr in eine Periode regressiver Veränderung eintritt, die unter typischen degenerativen Erscheinungen zum völligen Verschwinden der gesamten lebenden Teile (Plasma, Kerne, Netzkörper) führt. Es bleibt kein anderer Ausweg übrig, als eine restlose Resorption anzunehmen, die nichts verschont als die widerstandsfähige Membran, an deren Erhaltenbleiben sich noch einige histologisch, vergleichend-pathologisch und entwicklungsphysiologisch interessante Vorgänge knüpfen.

Es bleibt mir vorläufig völlig unmöglich, mich bei der Darlegung dieses degenerativen Prozesses über Ursache und Wirkung klar auszusprechen, namentlich in der Hinsicht, ob der erste Anlaß dazu in inneren Ursachen der *Lymphocystis* oder in äußeren Umständen (bewirkt durch die umgebenden Gewebe) gegeben ist. Soviel steht aber fest: Sobald einmal unverkennbare Zeichen des beginnenden regressiven Vorganges da sind, hat auch bereits das die *Lymphocystis* einschließende Gewebe reagiert, namentlich in der Form einer an Intensität zunehmenden kleinzelligen Infiltration rings um

erstere. Doch wäre zu erwägen, was ich oben über die Deutung der von mir als „Entoplasmaschollen“ bezeichneten Erscheinung gesagt habe. Ich glaubte, sie als das erste Anzeichen der Degeneration deuten zu dürfen. Und hier möchte ich doch betonen, daß auf diesem mutmaßlichen Frühstadium der regressiven Metamorphose noch keinerlei Reaktion der einschließenden Gewebe sich morphologisch geltend macht. Es bleibt also immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit zugunsten der Annahme bestehen, daß das Primäre des Vorganges in der *Lymphocystis* selbst gegeben ist, und die Infiltration der Umgebung samt ihren Folgeerscheinungen durch einen von der degenerierenden Zelle ausgehenden Reiz veranlaßt wird.

Die Degeneration ergreift nur die größten Zellen von über 300 μ Durchmesser und äußert sich in folgenden Erscheinungen. Anstatt der normalen Zellgestalt erscheint ein vielfach eingebogener unregelmäßiger Außenkontur (Fig. 72 u. 73), während der Inhalt Zerfallserscheinungen verschiedener Art und Ausdehnung aufweist. Der Unterschied zwischen Ecto- und Entoplasma ist mehr oder weniger aufgehoben, doch ist letzteres immerhin wenigstens in den früheren Stadien des Prozesses durch die Anwesenheit der intensiv färbbaren körnig-fädigen Gebilde kenntlich. Andererseits aber erfolgt auch eine gewisse Durchmischung des gesamten Plasmas, so daß z. B. die Netzkörperstücke auch mitten ins Entoplasma hineingeraten. Offenbar ist ein gewisser Grad von Verflüssigung des Zellinhaltes an diesem Verhalten schuld. Im Entoplasma nimmt die helle, mehr homogene Substanz der oben beschriebenen „Schollen“ zu, diese liegen dichter gedrängt und es bleibt daher für die färbbaren Körner und Fäden weniger Platz, diese werden in den von dem homogenisierten Plasma freibleibenden Spalträumen und Zwickeln zusammengedrängt und erscheinen daher als dunkle Haufen und Balken (Fig. 73). Der Prozeß schreitet weiter, indem das Plasma an Volumen abnimmt, seine Färbbarkeit nimmt hingegen zu, die Abgrenzung der einzelnen Teile (Kern, Netzkörper usw.) wird eine immer undeutlichere und in den späteren Stadien kann man außer einer unregelmäßigen helleren und dunkleren Fleckung nur mehr wenig Anhaltspunkte zu einer Vergleichung mit dem ursprünglichen Bau der Zelle gewinnen (Fig. 74 links). Am raschesten scheint der ohnehin substanzarme, wasserreiche Kern zu verschwinden. Am längsten erhalten sich Reste des Netzkörpers als dunkle, kompakte Partien in der Zellperipherie. Indem eine immer weiter fortschreitende Volumsverminderung eintritt, ergibt sich als deren natür-

liche Folge eine immer unregelmäßigere Gestalt der Zelle und ein ganz geknitterter Außenkontur, dem natürlich der Verlauf der Membran entspricht. Denn eine Abhebung des *Lymphocystis*-Inhalts von der Membran, etwa durch Flüssigkeitsansammlung unter der letzteren kommt kaum in größerem Ausmaße vor, stets folgt der Verlauf der Membran dem schrumpfenden Plasma. Zu gleicher Zeit nimmt die spezifische Reaktion des umgebenden Gewebes an Quantität zu. Qualitativ ist diese Reaktion gekennzeichnet durch eine bindegewebige Wucherung, bestehend aus saftigen jugendlichen Zellen mit relativ großen, hellen Kernen; diese Wucherung ist aber in verschieden starkem Grade von Wanderzellen, kenntlich an ihren kleinen und außerordentlich dunkel färbbaren Kernen, durchsetzt (Fig. 72, 80). Diese kleinzellige, einer entzündlichen Reaktion gleichende Infiltration ist übrigens auch anderwärts im Bereich des *Lymphocystis*-Tumoren ein häufiges Vorkommnis. So kann die Epidermis über den größeren Cystengruppen stark von Wanderzellen durchsetzt sein (Fig. 80), auch die Stellen, wo basiepitheliale Stadien häufiger sind, zeigen die gleiche Erscheinung und das oft sehr spärliche Bindegewebe zwischen den Cysten kann der Sitz von Wanderzellansammlungen sein. Oft sind im Zusammenhang mit den degenerativen Vorgängen in den Cysten und ihren Folgeerscheinungen weite Gebiete in der geschilderten Weise durch infiltrierte Bindegewebswucherungen gekennzeichnet (Fig. 80, 89). Man kann diese letzteren mit vollem Rechte als Granulationsgewebe bezeichnen. Diese Prozesse hat zum großen Teile auch schon Zschiesche richtig erkannt.

Diese Reaktion der Umgebung äußert sich oft in einer gewissen Regelmäßigkeit der Anordnung. Das Granulationsgewebe bildet dann — und dies ist ein sehr häufiger Fall — eine verhältnismäßig scharf begrenzte, überall annähernd gleich dicke Kapsel um die degenerierende *Lymphocystis* (Fig. 72, 74, 77).

Sehr wichtig ist nun das Schicksal der Membran. Es sind in ihrem Verhalten zwei Fälle möglich. Es kommt z. B. vor, daß die Membran, wenn auch vielfach geknittert und in Falten gelegt, zunächst ihre Kontinuität wahrt, so daß die degenerierende *Lymphocystis* von der Berührung mit der Umgebung abgeschlossen bleibt: denn durch die unversehrte Membran dringt keine Zelle von außen ein (Fig. 74 rechts). Dann degeneriert die *Lymphocystis* offenbar ohne Zutun von Gewebszellen; freilich erscheint es mir fraglich, ob dieser Prozeß sich bis zum vollständigen Verschwinden fortsetzt und ob nicht vielmehr früher oder später doch ein Eindringen von

Bindegewebs- und Wanderzellen durch nachträgliche Eröffnung der Cysten stattfindet, die den Resorptionsprozeß beschleunigen. Auf der anderen Seite findet man Bilder, wo die Membran bereits keine Spur der *Lymphocystis* mehr enthält (durch Verfolgung der Serie feststellbar) und als schlaffer, geknitterter Sack eine verschieden große Menge eingedrungener Bindegewebs- oder Wanderzellen, eventuell auch beiderlei Elemente, zunächst bloß in lockerer Anordnung einschließt. Selbstverständlich setzt dies eine vorhergegangene Eröffnung der Membran voraus, die man auch meistens im Bereiche einer Schnittreihe an irgendeiner Stelle nachweisen kann. So in Fig. 77 unten. Durch diese Öffnung dringt nun von außen das Infiltrat ein. In dieser Hinsicht ist die eben herangezogene Figur sehr lehrreich, indem sie von der Eröffnungsstelle aus ein umfangreiches Infiltrat in das Cysteninnere sich erstreckend zeigt (unterer Teil der Cyste), während im oberen Bereiche noch ein großes Stück degenerierenden *Lymphocystis*-Plasmas liegt, das an der Grenze gegen das Infiltrat teilweise in einen nicht mehr recht analysierbaren Detritus übergeht. In selteneren Fällen kann man Membranen finden, die nicht zusammengefaltet, aber doch bereits ihres ursprünglichen Inhaltes beraubt sind, dabei aber bloß eine geringe Menge von Bindegewebszellen enthalten, neben denen große leere Räume frei bleiben (Fig. 79). Es wäre nicht unmöglich, daß jemand bei der Betrachtung gerade dieser Bilder auf den Gedanken käme, es handle sich um etwas meiner Deutung gerade Entgegengesetztes, nicht um eine Einwanderung außen gelegener Zellen, sondern um eine Entleerung von Teilungsprodukten der *Lymphocystis*-Zellen, also um eine Vermehrung des in dieser zu erblickenden protozoischen Organismus. Dem gegenüber bemerke ich gleich, daß zu einer solchen Annahme nicht der geringste Anlaß vorliegt. Schon das degenerative Zugrundegehen der *Lymphocystis* und der Mangel irgend welcher Beobachtungen, welche die Entstehung der kleinen Zellen aus dem *Lymphocystis*-Körper bedeuten könnten, beweist dies, noch mehr aber, daß die kleinen Zellen völlig jenen Elementen gleichen, welche normalerweise im Bindegewebe des Fisches zerstreut vorkommen und ganz gewiß dem Mesenchym zugehören. Es sind kleine runde Zellen mit blassem Körper, einem peripher gelagerten Kern und einem winzigen Cytozentrum (Centriol oder Centriolgruppe) in der Mitte.

Wenn ich übrigens hier zunächst von der bindegewebigen Ausfüllung der leeren Cystenmembranen spreche, so ist das durchaus nicht die einzige Möglichkeit, die nach der Degeneration der

Lymphocystis verwirklicht wird, im Gegenteil, es ist ein anderer Prozeß, der sich in viel schärferer und ausgedehnterer Weise geltend macht und direkt einen wesentlichen Charakterzug der Endstadien der „*Lymphocystis*-Entwicklung" bildet. Die Einwucherung des bindegewebig-wanderzelligen Infiltrates findet nämlich in ihrer reinen Form nur in der Tiefe der Tumoren statt, dort wo das Epithel nicht in die Nähe kommt. Bei dem Umstande aber, daß die *Lymphocystis*-Cysten eine sichtliche wucherungserregende Wirkung auch auf die Epidermis ausüben, sind fast überall Zapfen und Sporne der Epidermis in relativ naher Nachbarschaft vieler Cysten zu finden (Fig. 1, 33, 71). So ist es wohl zu erklären und außerdem vielleicht auch dadurch, daß die infiltrierten Membranen passiv eine Verlagerung an die Oberfläche erfahren, daß endgültig die meisten unter ihnen eine auffällige Beziehung zur Epidermis gewinnen, die im folgenden genauer dargestellt werden soll.

Wenn nicht schon das mesenchymatische Infiltrat es bewirkt hat, daß die leere Membran aus ihrem kollabierten Zustand in einen der sphärischen Gestalt sich nähernden zurückkehrt, so wird dies, soweit nicht gewisse Hindernisse es verbieten, in fast vollkommener Weise durch die Epidermis bewirkt. Wir sehen in Fig. 80 rechts unten eine von Granulationsgewebe fast vollkommen wieder ausgefüllte Membran, in der man die größeren lichteren Gewebskerne und die kleinen, dunklen der Wanderzellen deutlich unterscheiden kann. Die ganze Nachbarschaft ist von einer identischen Masse ausgefüllt. Auf demselben Bilde sehen wir links oben eine flache, schlüsselförmige, weit offene Membran, die der Epidermisbasis dicht anliegt und der eine merkliche Verdickung der namentlich basal stark leukocytär infiltrierten Epidermis entspricht. Rechts davon eine bereits kompliziertere Bildung. Auch hier eine weit eröffnete Membran in der Gestalt eines gekrümmten, mit seiner basalen Öffnung der Epidermis zugewandten Hörnchens, welches von einem ebenso gestalteten stark infiltrierten Epidermiszapfen ausgefüllt ist. Links von der Spitze des Hörnchens ein quergetroffener selbständiger Epidermiszapfen. Derartige Bilder treten in allen erdenklichen Modifikationen der Form auf. In Fig. 83 u. 84 bemerken wir gleichzeitig, daß sich an der Berührungsstelle mit der Membran die basalen Zellen der Epidermiszapfen genau so zu höheren kubischen bis zylindrischen Zellen differenzieren wie dies in der Basalschicht der normalen Epidermis der Fall ist. Zugleich sei darauf aufmerksam gemacht, daß an diesen Stellen jede leukocytäre Infiltration der Epidermis fehlt. Trifft der Schnitt zufällig nicht den Stiel des

Epidermiszapfens, so kann der Anschein entstehen, als ob eine geschlossene Membran von Epithel ausgefüllt wäre, was durch eine Serienverfolgung leicht widerlegt werden kann. Einer der vier großen Zellballen in Fig. 81 zeigt dies, während die drei anderen den häufig wiederkehrenden Befund vergegenwärtigen, daß die epidermoidalen Ausfüllungsmassen durch Verbindungsstränge untereinander zusammenhängen. Etwas Analoges stellt die Fig. 82 dar, wo ein gemeinsamer dicker Epidermisstrang in drei membranausfüllende Knollen übergeht. Diese Figur beweist übrigens auch, daß zweifellos vor der Einwucherung der Epidermis hier eine wenigstens teilweise mesenchymatische Ausfüllung stattgefunden hat, denn man sieht in schmalen, möglicherweise durch Schrumpfung erweiterten Räumen zwischen Epithel und Membran kleinere Häufchen bindegewebiger Zellen. Recht häufig begegnet man Zuständen, wie sie Fig. 78 illustriert. Eine größere Anzahl von teils kollabierten, teils ganz ausgebreiteten, teils von Wucherung ausgefüllten Membranen liegt an einer Stelle gehäuft. In diesem Falle befinden sich die Membranen bereits im Bereiche des wuchernden Epithels; dasselbe findet aber auch in den tieferen mesenchymatischen Lagen der Haut statt. Dieses gehäufte Vorkommen entleerter Membranen an der Oberfläche, sowie auch das vereinzelte von namentlich schüsselartig gegen außen hin offenen Membranresten (Fig. 80) deutet auf einen Prozeß besonderer Art hin, nämlich auf den zweifellos häufig vorkommenden Fall, daß eine ganz oberflächlich gelagerte Cyste oder eine Mehrzahl solcher durch ihren Druck die Epidermis verdünnt, weiterhin, eventuell unter Mitwirkung unausbleiblicher mechanischer Insulte, eine Durchbrechung der Epidermis eintritt, und sodann, namentlich wenn ohnedies bereits degenerative Vorgänge in der *Lymphocystis* Platz gegriffen haben, eine Entleerung des plasmatischen Inhaltes der letzteren stattfindet. Die eröffneten Membranen bleiben liegen, das Epithel heilt zu und geht in die geschilderten hyperplastischen Prozesse ein, die nach Möglichkeit einer Ausfüllung der Membranen zustreben. Eine solche, infolge Durchbruches nach außen dem Untergang geweihte Zelle, stellt die in Fig. 3 ganz links, im Bereiche eines deutlichen und gewiß nicht durch die Präparation entstandenen Epidermisdefektes liegende dar: sie zeigt auch gewisse degenerative Plasmaveränderungen. [1])

[1]) Hier ist leider bei der Herstellung des Klischees die Figur bis in die entscheidende Stelle hinein beschnitten worden, doch bleibt das, worauf es ankommt, immerhin erkennbar.

Über die Art und Weise, wie die einleitenden Prozesse der epidermoidalen Einwucherung in die leeren Membranen aussehen mögen, gibt die Fig. 85 Aufschluß, in welcher eine teilweise kollabierte Membran, von der oben sogar ein kleines Stück völlig abgetrennt ist, von einem unregelmäßig gestalteten Epidermiszapfen unvollständig ausgefüllt wird.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß die ausfüllenden Epidermiswucherungen sich gegen die Membran so verhalten, als wäre diese das natürliche Fundament des Epithels, indem sich u. a. die regelrechte Differenzierung der basalen Zellen wie im normalen Stratum Malpighi ergibt. Aber diese der Norm getreu nachgeahmte Entwicklungsweise der an einen ganz ungewohnten Ort verlegten Epidermis äußert sich auch in fast allen anderen Beziehungen. Es ist damit bewiesen, daß das Epithel, obwohl es mit seinem Mutterboden oft nur durch ganz dünne Stiele zusammenhängt und von der unten liegenden Mesenchymschicht durch die *Lymphocystis*-Membran völlig abgesondert ist, trotz dieses Abschlusses, augenscheinlich durch die Membran hindurch, die zur Vollendung einer normalen Entwicklung erforderliche Nahrungszufuhr erfährt. So beobachtet man sehr häufig in den soliden Epithelmassen, als welche sich die Ausfüllung der Membran präsentiert, gegen ihr Zentrum, also gegen jene Stelle hin, wo gemeiniglich eine epitheliale Bildung die freie Seite, bzw. ein Lumen besitzen soll, die Bildung konzentrisch geschichteter, perlkugelartiger Gebilde, in ganz genau derselben Weise, wie sie sonst in normalen und pathologischen Wucherungen des geschichteten Epithels (z. B. in der Tonsille, in Plattenepithelkarzinomen usw.) oder in Resten epithelial angelegter Bestandteile (Hassall'sche Körperchen der Thymus) stattfindet (Fig. 82 unten). Ja, es kann dieser Prozeß insofern auch noch weiter gehen, als gar nicht selten wirkliche cystische Hohlräume, wiederum genau so wie anderwärts in der normalen und pathologischen Entwicklung, auftreten, die mit der freien Oberfläche der Epidermis nicht kommunizieren, sondern selbständig durch Lückenbildung an der dem Lumen entsprechenden Stelle der Epithelwucherungen entstanden sind (Fig. 83, 87, 88). Diese Hohlräume können von einem gelegentlich auch pigmenthaltigen Epitheldetritus angefüllt sein (Fig. 82 rechts), sie können von ganz kleinen Durchmesserwerten angefangen bis zu ansehnlichen Höhlen alle Übergänge darbieten (Fig. 83, 87, 88). Im Falle dieser Hohlraumbildung ist dann an der freien Fläche der Höhle von einer Abplattung der Zellen, ähnlich wie sie sich offenbar unter dem Druck des Epithelnachschubes von der Basis her

in den konzentrischen Körpern der soliden Massen ergibt, oft nichts zu sehen, im Gegenteil, diese Cysten werden von kubischen Zellen begrenzt, die an ihrer freien Seite eine ähnliche ectoplasmatische Verdichtung (Cuticularsaum, Deckplatte), wie die freien Epidermiszellen tragen. Für die Annahme, daß wirklich in gewissen Fällen eine Aufeinanderfolge des mesenchymatischen Infiltrates und der epidermoidalen Ausfüllung stattfindet, spricht nicht allein das oben angeführte Beispiel des Vorkommens kleiner Mengen von mesenchymatischen Zellen neben epithelialen Massen, sondern vor allem auch Bilder, wie eines in Fig. 86 wiedergegeben ist. Da sieht man, durch einen ziemlich dünnen Strang mit der Epidermis zusammenhängend, in einer unregelmäßig flaschenartig geformten *Lymphocystis*-Membran einen Epidermiszapfen, der auf dem Durchschnitt an seinem unteren Ende sich zangenartig teilt und einen mesenchymatischen Pfropf umfaßt. In diesem sind auffallenderweise eine Anzahl typischer Jugendformen von *Lymphocystis* eingeschlossen. Nach außen von der Membran liegt das charakteristische bindegewebige Infiltrat in einer zum Teil sehr mächtigen Schicht und neben dem Stiel der Epidermismasse entspringt eine zweite kleine Epidermiswucherung, die, ohne eine Beziehung zu einer *Lymphocystis*-Membran, darauf hinweist, daß wahrscheinlich die gesamte Epidermis in dem Bereiche der Tumoren zu hyperplastischen Wucherungsprozessen disponiert ist. Man vergleiche auch diesbezüglich bei Zschiesche. Zur Frage der Zelldifferenzierung in diesen Epidermishyperplasien wäre übrigens noch nachzutragen, daß sich gerade die Stiele der Wucherungen häufig durch die besonders starke Ausbildung von Epithel- oder Protoplasmafasern (Tonofibrillen) auszeichnen, was sicher mit einer besonderen mechanischen Beanspruchung der betreffenden Partien ursächlich zusammenhängt (Fig. 82).

In der vorangehenden Beschreibung ist vielfach von dem Verhältnis der *Lymphocystis* zu der Umgebung die Rede gewesen. Es ging aus der Art der durch sie hervorgerufenen Infiltrationen und Wucherungen hervor, daß die Anwesenheit der *Lymphocystis* für Bau und Funktion der betroffenen Organe durchaus nicht gleichgültig sein kann, Die auffallende Tumorbildung allein muß eine Funktionsstörung, namentlich an den Flossen bewirken, die unvermeidlichen Verletzungen der verdünnten und arrodierten Epidermis können, abgesehen von ihrer eigenen Bedeutung, Anlaß zu sekundären Infektionen (darüber noch unten) geben. Die Veränderungen können außerordentlich weitgehende sein. So fand ich Fische, die starke Verstümmelungen der Flossen, sogar völligen

Verlust einzelner, z. B. der Schwanzflosse in einem Fall, erlitten hatten. Zu ausgedehnteren ulzerösen Prozessen sah ich es dabei allerdings nicht kommen. Auf dem mikroskopischen Bild drängte sich oftmals neben der durch die *Lymphocystis* bedingten Verdickung (etwa einer Flosse) die Infiltration und reichliche Epithelzapfenbildung, die durch diese Prozesse bedingte Verdrängung, Verlagerung, Formveränderung und teilweise Zerstörung der Schuppen auf. (Fig. 68). In Fig. 66 sieht man, wie eine Flossenstrahlhälfte durch eine geringe Anzahl von Jugendstadien arrodiert und in Stücke zerlegt erscheint, während die andere Hälfte überhaupt fehlt (man vergleiche die normalen Querschnittsbilder der Flossenstrahlen etwa in Fig. 18 u. 68). Große Narbenbildungen, wie gerade auch in der Fig. 66 rechts neben dem zerstörten Flossenstrahl treten offenbar an die Stelle von degenerierten und schließlich ganz resorbierten *Lymphocystis*-Ansammlungen. Eine ganze Reihe ähnlicher Beobachtungen ließen sich noch erwähnen, doch soll in diesem Zusammenhange das Angeführte genügen. Hier sei jedoch der Möglichkeit Raum gegeben, daß die hier vermutete „Arrosion" des Knochens sich noch anders erklären ließe (vgl. unten S. 209).

Ein ganz vereinzelter Fall, das Verhältnis der *Lymphocystis* zu ihresgleichen betreffend, ist durch Fig. 67 vergegenwärtigt. Hier ist eine recht große Cyste von einer anderen völlig eingeschlossen (nicht etwa bloß einseitig in sie hineingestülpt, die Serie wurde daraufhin sorgfältig verfolgt!). Über die Entstehung dieses Zustandes ist bei dessen Singularität nichts zu ermitteln gewesen, etwas Wesentliches bedeutet er wohl überhaupt nicht. (Vgl. übrigens S. 209.)

Es mag hier noch anhangsweise einer besonderen Degenerationsform Erwähnung getan werden, die ich in einem Tumor vorfand und über die ich mich wegen Mangels einer größeren Reihe von Stadien weiter nicht aussprechen kann, die aber sichtlich von der gewöhnlichen Form abweicht. In diesen Fällen erschienen in der Zelle, in der noch Reste des Kernes und der Netzkörper klar unterscheidbar waren, große Massen dichtgedrängter, stärker färbbarer Plasmakugeln, die den gewöhnlichen „Entoplasmaschollen" nicht unähnlich waren (Fig. 75 u. 76) und namentlich in letzterer Figur, wo sie klein und dichtgedrängt vorliegen, an einen Haufen von kleinen Zellen sehr stark erinnern. Genauere Untersuchung läßt aber jede Spur eines Kernes in diesen Körperchen vermissen, und da auch der übrige Zustand der Zelle auf einen regressiven Vorgang hinweist, dürfen wir wohl im ganzen diesen vereinzelten Befund mit dieser Erwähnung abtun.

7. Die Herkunft der *Lymphocystis*.

Ich habe mit Absicht in meiner Beschreibung bisher einen Punkt außer acht gelassen, der mir für die Beurteilung der als *Lymphocystis* bezeichneten Zellen von entscheidender Bedeutung zu sein scheint, weil ich zunächst alle anderen Tatsachen vorführen wollte, die zwar in ihrer Gesamtheit immerhin wichtige Fingerzeige in der von mir angestrebten Richtung geben, sich aber an Interesse mit dem, was ich nun folgen lassen will, kaum vergleichen lassen. Ich hatte weiter oben (S. 179) Gelegenheit, auf die scheinbare Ähnlichkeit junger *Lymphocystis*-Stadien mit den Schuppenosteoblasten hinzuweisen. Diesen Hinweis wiederhole ich jetzt, aber auf Grund anderer als des dort vorliegenden Befundes und zwar, wie ich gerade heraussagen will, in dem Sinne, daß ich einen Übergang zwischen den Schuppenbildungszellen und den jüngsten *Lymphocystis* annehme. Es ist mir schon lange bekannt gewesen, daß die kleinen *Lymphocystis* sich mit ganz besonderer Vorliebe in der Nähe der Schuppen befinden, und eine ganze Reihe von Figuren (4, 20, 21, 33, 68) bezeugen dies. Konnten wir aber in vielen dieser Fälle trotz der Ähnlichkeit in der Beschaffenheit des Plasmas und im Bau des Kernes immer scharf zwischen *Lymphocystis* und Osteoblasten unterscheiden, so ist dies nicht mehr möglich in den Bildern, auf die ich den Leser jetzt verweisen will. Man betrachte zunächst die Fig. 69. Eine Schuppe ist hier von einer stellenweise doppelten Zellenschicht umgeben. Die den Knochenblättchen dicht anliegenden Zellen zeigen völlig Form und Anordnung echter Knochenbildungszellen, aber was wir in der zweiten Schicht, gegen die Epidermis (links) zu sehen, sind Zellen von ganz unentschiedenem Charakter. Würden sie isoliert liegen, so würden sie unbedingt als *Lymphocystis*-Jugendstadien anerkannt werden, hier aber ähneln sie außerdem den Osteoblasten in so hohem Grade und sind mit ihnen durch Übergänge verbunden, daß eine genetische Zusammengehörigkeit sich unfehlbar aufdrängen muß. Die Osteoblasten, die gewöhnlich recht flache, sich gegenseitig plattdrückende Gebilde sind (Fig. 21), erscheinen hier ohnedies, auch dort wo sie dem Knochen als geschlossene Schicht anliegen, etwas voller und plasmareicher und geben um so mehr Anlaß, sie mit den runden, etwa 10 μ messenden Zellen als zusammengehörig zu betrachten, die gegen das Epithel hin liegen. Die beiden an dem einen Schuppenende (unten) liegenden, zum Teil gegen die Epithelbasis vordrängenden Elemente haben schon gar keine Beziehung zur Schuppe mehr

und dürften als zweifellose *Lymphocystis* anzuerkennen sein. Noch schwieriger wird die Aufrichtung einer Grenze innerhalb der Zellgruppe der Fig. 70, wo von einer ausgesprochenen, bereits ziemlich großen *Lymphocystis* mit Sphäre (23 μ Durchmesser) an, nach oben hin gegen das Ende der Schuppe, Zelle für Zelle in Größe, Form und Anordnung einen unvermerkten Übergang bis zu zweifellosen Osteoblasten bildet, und ganz ähnlich steht es mit Fig. 71, wo unter dem linken Ende der Schuppe eine größere Zelle von ganz entschiedenem *Lymphocystis*-Charakter und daneben drei kleinere Übergangsformen liegen, während an der unteren Fläche des von links hineinragenden Epidermissporns (am linken Rande der Figur) eine 18 μ große basiepidermoidal gelegene *Lymphocystis* auffällt und rechts an der oberen Fläche eines abgeschnittenen Epidermiszapfens gleichfalls eine solche zwischen Epidermis und Schuppenplatte eingezwängt liegt.

Ich glaube, daß diese Fälle mit wünschenswerter Klarheit die Herleitung von Jugendstadien der *Lymphocystis* aus Osteoblasten der Fische dartun.[1]) Ich will aber nicht behaupten, daß nur diese Zellart die Quelle der Tumorzellen sein kann. Im Gegenteil, eine ganze Menge von Beobachtungen sprechen für eine viel reichlichere Möglichkeit. Man findet ab und zu bei entsprechender Aufmerksamkeit im Bindegewebe, oft weit von den Schuppen und anderen Knochenbildungen, eigentümlich vergrößerte Zellen, die sich von den gewöhnlichen Zellen des Bindegewebes bald mehr, bald weniger abheben und durch unmerkliche Übergänge mit diesen verbunden scheinen, und andererseits *Lymphocystis*-Charaktere andeuten. Neben der Vergrößerung des Plasmas ist es seine intensivere Färbbarkeit, seine Tendenz zur Abrundung, die Vergrößerung des Kernes und des Nucleolus, was diese Zellen vor ihrer Umgebung auszeichnet. Man betrachte Fig. 29,

[1]) Es wäre vielleicht für einen Anhänger der Lehre von der ectodermalen Natur der Skleroblasten (Klaatsch u. a.) sehr vorlockend, eine Anordnung, wie sie von der Schuppe, den ausgesprochenen Skleroblasten, den Übergangszellen, den von mir schon als echte *Lymphocystis*-Jugendstadien bezeichneten Elementen und endlich den Basalzellen der Epidermis gebildet wird, gleichfalls als eine kontinuierliche Reihe anzusehen, d. h. also die von mir aufgestellte Entwicklungsreihe noch um die Epidermiszellen zu bereichern. Abgesehen davon, daß ich der erwähnten Lehre sehr skeptisch und ablehnend gegenüberstehe, glaube ich, daß dieser gewiß abnorme Fall, in welchem zwischen Epithel und Bindegewebe Beziehungen eigener Art, z. B. durch den gemeinsamen Ursprung der *Lymphocystis* hergestellt sind, zur Begründung einer solchen weitausgreifenden und so vielen gutgestützten Anschauungen widersprechenden Schlußfolgerung nicht ausreicht.

wo eine noch mit Fortsätzen versehene Zelle vorliegt, in der sogar eine Sphäre mit Zentralkörpern erkennbar ist.

Fig. 28 zeigt eine kleine, in mindestens einen Fortsatz ausgezogene Zelle mit zwei Kernen, was besonders selten ist. Es wäre aber kein Wunder, wenn einmal eine zweikernige Zelle, wie sie in den Geweben nicht allzu selten vorkommen, sich in jene Metamorphose einließe, der die *Lymphocystis* ihre Entstehung verdankt. Es wäre auch möglich, daß durch die noch zu erörternde Ursache der Metamorphose eine Zelle an der Vollendung einer begonnenen Teilung verhindert worden wäre, wodurch eine mehrkernige Zelle entstehen muß. So oder so könnte man also die Existenz mehrkerniger Übergangszellen und mehrkerniger *Lymphocystis* (Fig. 27), die ja ohnedies äußerst selten sind, erklären. Die sehr kleinen Zellen der Fig. 14 und 15 liegen mitten im lockeren Bindegewebe und namentlich die letztere kann leicht für eine Zelle desselben gehalten werden, gibt aber doch bei näherer Untersuchung ihren bereits abgeänderten Charakter deutlich kund.

Nimmt man noch hinzu, daß die „basiepidermoidalen“ Zellen mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit der Epidermis selbst entstammen und daß, wenn auch selten (Fig. 13), Zellen vom Charakter der jugendlichen *Lymphocystis* auch in höheren Epidermislagen, also fern vom Bindegewebe angetroffen werden, so erweitert sich der Kreis jener Gewebsbestandteile, die der Umwandlung in „*Lymphocystis*“ fähig sind in höchst bedeutsamer Weise, indem sowohl mesodermal-bindegewebige, als ectodermal-epitheliale Elemente an dem Prozeß beteiligt sein können. Es würde das Vorhandensein dieser beiden Hauptkategorien der Herkunft auch erklären, warum das anzunehmende ätiologische Agens die epithelialen Zellen — wenigstens in den ersten Stadien des Vorganges — in anderer Weise verändert als die bindegewebigen. (Frühes Erscheinen des Netzkörpers in den epithelialen, späteres in den mesenchymatischen Zellen.)

Mag die hier vorgeführte Argumentation richtig sein oder nicht, eines steht meines Erachtens unwiderruflich fest. Alle die von mir beschriebenen Jugendstadien, und dasselbe gilt von den entsprechenden Bildern Awerinzew's, stellen Zellen dar, die in ihrem ganzen Charakter an keine der bekannten Protozoenzellen erinnern, sondern im Gegenteil ausgeprägte Merkmale der Metazoengewebezellen zeigen. Der Kern ist außer durch seine Größe von Kernen der Umgebung nicht zu unterscheiden, Sphären und Diplosomen sind gleichfalls in dieser Ausbildung bei Protozoen völlig unbekannt, und

auch die vorgeschrittenen Stadien mit ihrer charakteristischen Kernstruktur, ihren centrophormienähnlichen Gebilden gleichen allem anderen eher als Protozoenzellen. Es kommt dazu der Mangel einer jeden Andeutung von Vermehrungsvorgängen, die Unhaltbarkeit der Versuche Awerinzew's, in die Plasmastruktur der *Lymphocystis* Vorgänge wie Chromidial-, Sekundärkern-, Sporenbildung usw. hineinzudeuten und endlich das degenerative Ende des Lebens dieser Zellen ohne die leiseste Spur der Hinterlassung einer lebensfähigen Nachkommenschaft.

Unter dem entwickelten Gesichtspunkte einer Entstehung der *Lymphocystis* aus Gewebszellen sind vielleicht zwei oben geschilderte Erscheinungen in einfacher Weise zu erklären. Ich nahm Anlaß, die Fig. 66 so zu deuten, daß vielleicht die stark heranwachsenden *Lymphocystis*-Zellen eine Druckatrophie des Knochens hervorrufen können. Wenn wir aber in Rücksicht ziehen, daß diese Zellen aus Osteoblasten entstanden sein können, so wäre vielleicht der Defekt im Knochen einfach dadurch hervorgerufen, daß eben an der betreffenden Stelle der normale Osteoblast gefehlt hat, also keine Arrosion, sondern einfach ein Bildungsdefekt des Knochens vorliegt. Auch die Erscheinung der Fig. 67 kann zwanglos dadurch gedeutet werden, daß in diesem Falle eine phagocytär veranlagte Zelle des lockeren Bindegewebes samt einer von ihr aufgenommenen anderen Zelle von dem „lymphocystiserregenden“ Agens befallen wurde.

8. Besprechung und Kritik der Literatur.

Wenn ich nun daran gehe, meine Befunde mit denen meiner Vorgänger zu vergleichen, und an den Schlußfolgerungen der letzteren eine auf eigene Erfahrung beruhende Kritik zu üben, um daraufhin zu einem wenigstens vorläufigen Resultat bezüglich der Deutung der ganzen Erscheinung zu gelangen, so bin ich mir mit großem Bedauern bewußt, daß dies eine sehr schwierige Sache ist. Schwierig aus den verschiedensten Gründen. Es liegen beispielsweise eine ganze Reihe positiver Angaben, belegt durch Abbildungen vor, deren Bestätigung mir absolut unmöglich ist. In vielen Beziehungen wird mir zwar wahrscheinlich der Nachweis gelingen, daß lediglich eine grundverschiedene Art der Beurteilung es ist, welche die Differenz der Beschreibung bewirkt hat, manches aber wird unaufgeklärt bleiben müssen. Man wird vielleicht auch einwenden, daß die Zugehörigkeit der den einzelnen Autoren vorgelegenen „Parasiten“ zu verschiedenen Spezies den Mangel an Übereinstimmung bewirkt habe. Hat ja auch Awerinzew an einer Stelle zu dieser

Annahme seine Zuflucht genommen, als er eine von Woodcock beschriebene Erscheinung nicht wiederfinden konnte. Man wird eine solche Annahme um so näherliegend finden, als ja schon die verschiedenen Größen der den einzelnen Untersuchern vorgelegenen Objekte, sowie ihr Vorkommen in nach systematischer Stellung und Lebensweise ganz verschiedenen „Wirten" sie wesentlich stützen könnten. Was ich aber an objektiven Abbildungen — z. B. den Photogrammen von Awerinzew — in dieser Hinsicht feststellen konnte, deutet nur auf eine weitgehende strukturelle Übereinstimmung unserer Objekte hin, abgesehen von der im großen und ganzen trotz gewisser Abweichungen möglichen Parallelstellung unserer Beschreibungen. Dazu kommt, daß ich mich in einem Falle, dem von Zschiesche, durch den Augenschein von der völligen Identität der Erscheinungen überzeugen konnte. Indem ich also darauf bestehe, daß in bezug auf das Untersuchungsmaterial eine weitgehende Übereinstimmung in allen Lagern geherrscht haben muß, erwächst mir die unangenehme Aufgabe, nachzuweisen, daß die von mir zu bezweifelnden Tatsachen und zu bekämpfenden Deutungen auf unzureichender Beobachtung und mangelhafter Kritik beruhen. Da speziell Awerinzew in bezug auf die Protozoennatur der *Lymphocystis* und auf die Vermehrungs- resp. Sporulationsvorgänge und die damit verknüpften Erscheinungen an den Kernen und „Chromidien" eine ganze Fülle von Daten vorbringt, die mir nicht zur Verfügung stehen, sehe ich mich dem Vorwurfe ausgesetzt, ich würde über etwas aburteilen, bzw. etwas leugnen, was ich überhaupt zu beobachten nicht imstande gewesen bin. Nun, ich will den Nachweis versuchen, daß ich dasjenige, was Awerinzew in ganz bestimmter Tendenz dargestellt hat, zwar zum größten Teile auch gesehen habe, aber nicht in der Lage war, in der Deutung und Kombination der Tatsachen so weit zu gehen, wie er es für erforderlich gefunden hat. Und ich werde in meiner Zuversicht durch einen Umstand sehr bekräftigt: Was Awerinzew namentlich in den späteren Stadien scheinbar mehr gesehen, resp. ich zu wenig, um das übertreffen wieder meine detaillierten Beobachtungen an den „Jugendstadien" die seinen auch in quantitativer Hinsicht. So muß es doch als sehr auffallend bezeichnet werden, daß Awerinzew keine basiepithelialen Stadien und somit auch nicht das außerordentlich frühe Auftreten des Netzkörpers („Chromidium") in diesen, ferner keine Sphäre, keine Centriolen, daher auch nicht das charakteristische centrophormienartige Verhalten des Netzkörpers usw. beobachtet hat. Von der reichen Fülle der histologischen und pathologischen Tatsachen

nicht zu reden, die mir bei meinem Studium der Degenerationserscheinungen und ihrer Folgezustände begegnet sind. So glaube ich, daß es nur subjektive Momente waren, die Ursache für die großen Differenzen sind, und werde trachten, möglichst viel davon aufzuklären.

Ich will mich dabei nach Möglichkeit hüten, jene mißtrauische Zurückhaltung zu übertreiben, die ich einer bei vielen Forschern, ja ganzen Schulen verbreiteten und so auch bei Awerinzew mit großer Begeisterung vertretenen Anschauungsweise entgegenbringe, das ist nämlich der Tendenz, färbbare Bestandteile, die im Zellplasma auftreten, um jeden Preis nicht nur aus dem Kerne abzuleiten, sondern auch im histologischen Bilde den Auswanderungsprozeß leibhaftig sich abspielen zu sehen. Bei aller großen Wertschätzung, die ich den histologischen Methoden und speziell einer guten Schnittmethodik entgegenbringe — fast meine ganze bisherige wissenschaftliche Produktion beruht darauf — habe ich mir dem Präparat gegenüber immer eine gewisse Freiheit bewahrt und habe eine Scheu davor, aus einem beobachteten stabilen Zustand ohne zwingende Gründe auf einen Bewegungs- oder Wachstumsvorgang zu schließen. Neben der allgemeinen Erwägung, daß ein solcher Schluß ungemein leicht ein falscher sein kann, spielt auch meine von Vielen geteilte Skepsis in der Beurteilung von Färbungseffekten eine bedeutsame Rolle. Es ist sicher nicht alles Chromatin, was sich entsprechend färbt und ist es auch nicht gewesen. Dazu kommt die Kenntnis einzelner Literaturangaben, die sicher in der ganz subjektiven Annahme speziell von Ausstoßungsprozessen aus dem Kerne viel zu weit gegangen sind und über die sich der besonnene Kritiker gelegentlich eines Lächelns nicht erwehren kann. Auf die Gefahr, einer Ungenauigkeit geziehen zu werden, da ich die betreffende Stelle nicht mehr anzugeben imstande bin, will ich durch einen Fall hier nachweisen, welcher Exzesse ein solches Prinzip fähig ist. Ich weiß nicht einmal, ob es sich um eine Arbeit normal-histologischen oder pathologischen Inhaltes handelt und habe bei neuerlichem, mehrtägigem Nachsuchen die ungefähr 15 Jahre alte Arbeit nicht mehr auffinden können. Nur soviel ist mir in lebhafter Erinnerung: Es handelte sich um Zellen mit großem, bläschenförmigem Kern und einem runden Nucleolus darin, ich glaube Ganglienzellen. An diesen wurden Auswanderungsvorgänge der Nucleolen beschrieben. In dem abgebildeten Schnitte lag ein Nucleolus mitten im Plasma ziemlich weit vom Kern, und von ihm führte eine schnurgerade blasse Bahn von der genauen Breite des Nucleolusdurchmessers durch das Plasma in den Kern hinein

bis an die — nunmehr leere — normale Stelle des Nucleolus. Das Bild wurde als eine Phase der Nucleoluswanderung, der blasse Streif als seine Wegspur erklärt. Über die Naivität einer solchen Auffassung zu sprechen, ist fast unnütz. Zufällig besitze ich Erfahrung über die Schnittmethodik an Spinalganglien vom Frosch und da habe ich diese Bilder unzählige Male gesehen, namentlich nach Fixierungen, welche die Nucleolen sehr hart machen. Die „Wanderungsbahn“ ging gelegentlich über die Zellgrenze hinaus ins Bindegewebe oder gar in eine Nachbarganglienzelle, und jeder wird einsehen, daß es sich um vom Messer verschleppte Nucleolen handelt, die eine, natürlich lichter erscheinende Furche ins Plasma gekrazt hatten. Ich will gestehen, das ist ein krasser Fall, aber alle Übergänge zu milderen, weniger augenfälligen Verfehlungen gegen die erforderliche Objektivität des Beobachters liegen in der Literatur vielfach vor. Oft ist der Autor selbst nicht so sehr schuld daran als seine Zitierer. Aber immer und immer wieder begegnet man der Neigung, die Spuren der angenommenen Wanderungsvorgänge, die ja gewiß, wenn überhaupt, sich mit relativer Langsamkeit abspielen, in Form von schußkanalartigen Streifen oder von anderen grobphysikalischen Erscheinungen ähnelnden Bildern wiederzuerkennen, obwohl die Zeit-, Raum- und Materialverhältnisse eine solche Vergleichung direkt verbieten. Noch ein Beispiel, eine Angabe eines sehr angesehenen Autors betreffend und aus vielen anderen ausgewählt, sei hier angeführt. Es bezieht sich auf das bekannte, viel zitierte und wiedergegebene Bild Van Bambeke's (l. c. Fig. 15) aus der Oogenese von *Scorpaena*. Da sieht man ein Keimbläschen von dessen Rande aus und, mit einem intranucleären Chromatinfaden beginnend, eine zuerst ganz schmale, dann an Breite allmählich zu-, an Dichtigkeit abnehmende Masse färbbarer Substanz ausgeht, die ganz die Gestalt einer aus einer engen Auspufföffnung unter starkem Druck herausdringenden Rauchwolke hat und die allgemein als „austretende Chromatinwolke“[1]) bezeichnet wird. Dabei spielt sicher die Vergleichung mit einer wirklichen Rauch- oder Staubwolke mit, ohne daß man dabei bedenkt, daß erstens eine solche Erscheinung ihrer ganzen Natur nach nur etwas ganz Vorübergehendes und Plötzliches sein kann und zweitens nur in einem dünnen, womöglich gasförmigen Medium in dieser Form denkbar ist, in einem dichteren hingegen, wie es das Protoplasma ist, nur bei Anwendung eines außerordentlich starken Druckes vielleicht zustande kommen kann. Daß aber weder ein besonders starker

[1]) z. B. bei Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904, p. 136.

Druck noch auch eine rasche Entwicklung der Erscheinung anzunehmen ist, muß jedem Unbefangenen einleuchten, und es muß daher jede Möglichkeit im Sinne des angewandten Vergleiches ausgeschlossen werden. Wo solche fehlerhafte Anschauungen mitspielen, ist auch der Zweifel an der Grundannahme berechtigt; ich halte durch solche Befunde und Bilder den Austritt von Kernsubstanzen nicht für bewiesen und auch nicht für beweisbar. Durch solche einseitige Betrachtungsweise mikroskopischer Bilder kann leicht eine Unexaktheit in die Behandlung biologischer Fragen eindringen, welche nur schädlich wirken kann und von der mich möglichst freizuhalten von jeher mein Bestreben war, selbst auf die Gefahr hin, einmal unter vielen Fällen am Richtigen vorüberzugehen; denn die Wahrscheinlichkeit falscher Schlüsse ist die bei weitem größere. Man wird merken, daß aus der hier gekennzeichneten Stellungnahme eine ganz bestimmte Haltung meinerseits gegenüber der sog. Chromidienlehre, wie sie von München ausgegangen ist und bei vielen Forschern festen Fuß gefaßt hat, zu folgern ist. Ich stehe nicht an, dies offen zu bekennen. So sehr in gewissen Objekten die Chromidialsubstanzen eine bedeutsame Rolle zu spielen und wirklich kernverwandte Dinge zu sein scheinen, z. B. bei den *Rhizopoden*, so wenig leuchtet mir die Übertragung des Begriffes auf andere Gebiete [1]), namentlich auf das der Metazoenhistologie ein. Sie hat die ohnedies teilweise noch herrschende Unklarheit betreffs der Deutung gewisser Strukturen und Begriffe als da sind: apparato reticolare, Centrophormien, Pseudochromosomen, Ergastoplasma, Mitochondrien, Chondriokonten, Basalfilamente usw. usw. nicht vermindert, sondern eher in gewissen Belangen vermehrt. Es mußte daher, gerade bei der nicht von mir allein eingenommenen Abwehrhaltung, z. B. gegen die Übertragung des Chromidienbegriffes auf die Metazoenzelle, von einem gewissen Interesse sein, ein Objekt auf diesen Punkt hin zu prüfen, das von einer Seite als Protozoon aufgefaßt, eine Anzahl Anzeichen dafür bot, daß seine Protozoennatur höchst zweifelhaft, und es vielmehr als eine Metazoenzelle anzusehen sei. Ich möchte gleich hier betonen, daß selbst für den Fall, daß *Lymphocystis*, wie es Awerinzew will, ein Cnidosporidium oder ein verwandter Organismus ist, gerade die von ihm geschilderten Chromidial- und Kernverhältnisse als etwas für diese Gruppe vollkommen Neuartiges und

[1]) Ich sehe hier ab von der Goldschmidt'schen Unterscheidung von vegetativen „Chromidien" und generativen „Sporetien".

Ungewohntes erscheinen müssen, wodurch der Zweifel nach der einen oder nach der anderen Richtung noch an Nahrung gewinnen muß.[1])

Ich mußte zu meinem Bedauern schon eingangs betonen, daß ich nicht in der Lage bin, mir aus den Mitteilungen Awerinzew's über *Lymphocystis* ein völlig klares Bild über die Erfahrungen und Vorstellungen des Autors zu machen. Der Grund liegt in verschiedenen Umständen, namentlich aber darin, daß seine drei Abhandlungen einander zu ergänzen und zu berichtigen bestimmt sind, ohne daß immer deutlich ausgesprochen ist, auf welche Stelle der früheren Arbeit sich ein Zusatz der neuen bezieht, resp. auf welches dort beschriebene Stadium; auch finden sich einzelne vom Autor nicht aufgeklärte Widersprüche; an entscheidenden Punkten mangelt es an Abbildungen, und schließlich bleibt in manchen Fällen auch der deutsche Ausdruck etwas unklar. Es ist daher ungemein schwierig, ohne Gefahr eines Mißverstehens der dem Autor vorschwebenden Absichten ein Gesamtreferat seiner drei Abhandlungen zu geben, noch weniger aber, ohne ein solches eine allgemein verständliche Kritik zu üben. Daher habe ich mich, nach mehrfachen unbefriedigenden Anläufen entschlossen, Awerinzew's Mitteilungen, soweit als es sich für meine Zwecke empfahl, jede für sich hier etwas ausführlicher zu besprechen und, um mich nicht in allzu viele Wiederholungen zu verlieren, meine Bemerkungen an den mir geeignet erscheinenden Stellen gleich einzufügen. Ein besonderes Eingehen auf die anderen an dem Thema beteiligten Forscher wird überflüssig erscheinen, für die betreffenden Bemerkungen wird sich am passenden Orte Anlaß finden. Die erste Mitteilung Awerinzew's (1907) hat nur vorläufigen Charakter, muß aber trotzdem gesondert behandelt werden, da sie über einen wichtigen Punkt ausführliche Angaben enthält, die später teilweise widerrufen werden. Das jüngste hier erwähnte Stadium ist 60—90 μ groß, zeigt einen zentral gelegenen relativ chromatinreichen Kern, keine scharfe äußere Hülle

[1]) Es ist nicht zu leugnen, daß man in Protozoen- und Metazoenzellen eine Menge Strukturen findet, die sich färbereich wie Chromatin verhalten und auch meine Netzkörper tun dies. Aber abgesehen davon, daß eine Färbung noch keine chemische Reaktion ist, kommt noch die Frage hinzu, ob das Chromatin in geformter oder in gelöster Substanz aus dem Kern ins Plasma übergetreten ist. Letzteren Prozeß kann ich nicht leugnen und bin selbst sehr geneigt, ihn anzunehmen. Aber das „Chromatin" ist für mich, wie gewiß auch für viele andere, nicht allein ein chemischer, sondern auch ein morphologischer Begriff, und dem müßte wohl in der Chromidienlehre in exakterer Weise Rechnung getragen werden, als dies bisher der Fall war. Die morphologische Kontinuität zwischen Chromidien (Sporetien) und Kernen bei Rhizopoden gilt auch mir als zweifellos festgestellt.

sondern bloß ein gestricheltes Ectoplasma und im Entoplasma (wie es zweifellos anstatt des a. a. O. p. 882 unterste Zeile stehenden „Ectoplasma“ gemeint sein muß) eine Anzahl unregelmäßig geformter, netzartiger Körper — die Chromidien. Letztere wachsen später heran und werden mit den „chromatic reticula“ von Woodcock identifiziert. Der Kern nimmt an Größe zu, verliert Chromatin in größerer Menge, seine Umrisse werden unregelmäßig und seine achromatische Substanz bildet verschieden geformte Auswüchse ins Plasma. Das Chromidialnetz zerfällt schließlich in kleinste Teilchen und das Plasma nimmt durch Vermischung mit seinem Inhalt (Chromidien, achromatische Kernsubstanz) eine gleichmäßige Beschaffenheit ohne besondere Differenzierung an. Dann vakuolisiert sich das Plasma, es treten feinste Chromatinkörner wieder auf, die durch Verschmelzung Kerne, „Tochterkerne“, liefern, um die sich Plasmaportionen sondern (sekundäre Amöboide). Die Amöboide bilden in ihrem Innern Sporen, welche in Wort und Bild als typische *Henneguya*-Sporen geschildert werden. Daraufhin gründet Awerinzew die Umbenennung von *Lymphocystis* in *Henneguya Johnstonei*. — Soweit in dieser kurzen Mitteilung Awerinzew. Ohne auf anderes einzugehen, bemerke ich, daß weder meine eigene, noch auch die späteren Beschreibungen Awerinzew's, die Einreihung der *Lymphocystis* unter irgendeine *Myxosporidien*-Gattung rechtfertigen, es fehlen sozusagen alle Merkmale, die hierzu erforderlich wären. Wenn der Befund von typischen geschwänzten Sporen doch richtig ist, so kann es sich meines Erachtens nur um ein zufälliges Zusammentreffen, eine Mischinfektion, handeln, ein Verdacht, dem sich auch Awerinzew schon in seiner zweiten Arbeit nicht mehr entziehen kann und den er erst in seiner dritten, aber, wie er selbst zugeben muß, mit sehr unzureichenden Mitteln zu beschwichtigen versucht. — In der zweiten Mitteilung (1909) verfügt Awerinzew schon über ausgedehntere Erfahrungen. Seine jüngsten Stadien messen 15—20 μ, sind hüllenlose Zellen, mit einem vom Plasma wenig unterscheidbaren, jedoch durch eine feine Membran abgegrenzten, mehrere runde Caryosome enthaltenden Kern und liegen stets extracellulär. Darauf folgt das bereits in der ersten Mitteilung erwähnte Stadium mit „Chromidien“, von denen er annimmt, daß sie aus dem Kerne stammen. Die hervorgehobene Struktur- und Tinktionsähnlichkeit mit den Chromidien von *Arcella* will ich nicht in Abrede stellen, aber zur Annahme eines nucleären Ursprunges gehört doch mehr als diese vielleicht nur ganz äußerliche Übereinstimmung. (Das durchaus andere Verhältnis der *Arcella*-Chromidien

zu deren Kernen soll hier ganz unberücksichtigt bleiben.) Unter Vergrößerung und Vermehrung seiner Vakuolen und indem die Chromidialsubstanz selbst wächst, nimmt das Chromidialnetz an Größe zu und zerfällt endlich durch Zerreißung der Vakuolenwände in kleinere Stücke. Awerinzew spricht hier offenbar von einem einheitlichen Chromidialnetz, hat aber im vorhergehenden Stadium mehrere getrennte Chromidialstücke beschrieben. Es unterbleibt jeder Hinweis darauf, wie es zur Bildung dieses einheitlichen Chromidialnetzes kommt. Der Leser wird sich erinnern, daß nach meinen Beobachtungen der Netzkörper (Chromidialnetz Awerinzew's) schon auf Stadien, die viel jünger sind als die jüngsten von ihm untersuchten, als einheitlicher Körper entsteht und eine deutliche Beziehung zur Sphäre zeigt. Von letzterem Apparat einschließlich der Zentralgebilde finden wir bei Awerinzew nicht die geringste Erwähnung. Vollkommen willkürlich erscheinen mir die vielfachen Urteile über die stoffliche Beschaffenheit der beobachteten Strukturen. Nicht nur Chromatin, sondern auch Plastin werden an allen möglichen Stellen diagnostiziert, so auch im Chromidialnetz die Anwesenheit beider Substanzen festgestellt und ihrem gegenseitigen kontinuierlichen Übergang im räumlichen wie im zeitlichen Sinne ein großes Gewicht beigelegt. Ich fand auf allen Stadien die Bälkchen des Netzkörpers scharf gegen die Umgebung abgegrenzt und höchstens den Vakuoleninhalt etwas intensiver färbbar als das umgebende Plasma, aber durchaus nicht „plastinartig". Ich glaube vielmehr, daß die intensivere Färbbarkeit der Netzkörpervakuolen in meinen Präparaten auf eine stärkere Zurückhaltung des Farbstoffes bei der regressiven Differenzierung infolge der umgebenden dichten Netzkörpersubstanz und dadurch bedingter schwächerer Einwirkung des Lösungsmittels beruht. Das Plastin im Kern soll sich dann vermehren, in Form von dendritisch verästelten Fortsätzen aus dem Kern ins Plasma hineinwachsen und schließlich mit feinen Ästen den ganzen *Lymphocystis*-Körper durchsetzen; mit dem Plastin wächst auch das Chromatin in das Plasma hinein. Das Chromatin trennt sich zum Teil vom Plastin, zerfällt in immer kleinere Stücke und verteilt sich mit den aus dem Chromidialnetz stammenden Chromatinpartikelchen ganz gleichmäßig im Plasma. Der Kern büßt auf diese Weise allmählich sein ganzes Chromatin ein. Eine Kernmembran wird in Abrede gestellt. — Diesen, ich muß schon sagen geradezu abenteuerlichen Zellvorgängen muß ich mit dem schärfsten Zweifel begegnen. Es scheint mir, daß Awerinzew hier durch jene Bilder getäuscht wurde, die auch ich beobachtete und

unschwer als Degenerationsbilder deuten konnte. Bei der großen Variabilität im allgemeinen Charakter der *Lymphocystis* Tumoren wäre die Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß in Awerinzew's Material die degenerierenden Zellen, die bei mir im Verhältnis zu den noch vollkräftigen *Lymphocystis*-Exemplaren in nicht allzu großer Zahl vorhanden sind, das Bild in so überwiegender Masse bevölkerten und beherrschten, daß er sie unter Außerachtlassung der weniger zahlreichen Normalstadien unmittelbar in seine Entwicklungsreihe stellt. Um mit dem letzten Detail zu beginnen, dem Mangel einer Kernmembran, der ja für die imposanten von Awerinzew angenommenen Auswucherungsvorgänge des Kerninhaltes von einiger Bedeutung ist: Ich habe auf keinem Stadium, auch nicht in den letzten Degenerationszuständen, solange überhaupt ein Kern noch erkennbar war, eine Kernmembran vermißt, ja ich muß sagen, daß ich wenige Objekte kenne, an denen man eine Membran so deutlich und leicht nachweisen kann, namentlich gerade in den Stadien der starken Fältelung des Kernkonturs. Übrigens hat ja Awerinzew selbst für die früheren Stadien ausdrücklich eine Membran zugegeben und sie im Zusammenhang mit einer gewissen Anlagerung von Chromatin geradezu als das Mittel angesehen, den Kern vom Plasma abzugrenzen, es liegt also ein Widerspruch gegen eine eigene Beobachtung vor (vgl Awerinzew 1909 p. 340). Awerinzew hat zweifellos alle die von mir beschriebenen Stadien übersehen, die sich durch die Umwandlung der Sphäre zum Entoplasma (in meinem Sinne) und die im Zusammenhang damit stehenden Vorgänge kennzeichnen, er kennt nicht das normale, bei meinen Objekten dominierende Bild der erwachsenen „*Lymphocystis*“ (vgl. meine Fig. 36, 37, 38, 39, 58, 59 usw.) und schließt in seiner Aufzählung an die jüngsten Stadien, die er unvollständig erforscht hat, gleich jene an, die sich durch das Auftreten meiner „Entoplasmaschollen“ einleiten. Wenigstens unterliegt es für mich keinem Zweifel, daß die Figuren D, E, F usw. bei Awerinzew bereits weitgehenden Zerfallszuständen des Plasmas (man vergleiche z. B. die Fig. D. mit meinen Fig. 47 oder 76) entsprechen. Daß die Schollen bei mir stets kugelförmig, bei Awerinzew aber auch strangförmig, ja netzartig verbunden sein können, ist meines Erachtens vielleicht wieder auf Speziesdifferenzen (wenn nicht des fraglichen protozoischen Parasiten, um den sich hier die Frage dreht, so doch des „Wirtes“) zurückzuführen. Ich betone, daß ich in keinem Falle einer strukturellen und färberischen Übereinstimmung extra- und intranukleärer Substanz bei *Lymphocystis* begegnet bin und verweise diesbezüglich bloß auf das bei der

Schilderung der Nucleolen, der Schollen und der etwas fraglichen Centroplasmakugeln ausdrücklich Betonte. Zur Annahme eines dendritischen Auswachsens von Fortsätzen aus dem Kerne konnte Awerinzew auch durch eine Erscheinung wie die in meiner Fig. 42 verleitet worden sein, wo es sich aber ganz sicher bloß um ektoplasmatische Partien handelt. Auch die tangentialen Schnitte, wie einer in Fig. 43 vorliegt, könnten mit dem Awerinzew'schen Plastinnetz in Beziehung gebracht werden. Ich muß für mich schon jetzt den Anspruch erheben, durch Einschaltung zahlreicher vermittelnder Stadien und ausführlichere Erforschung derselben, ohne fortwährende Zuhilfenahme bloß erschlossener Wachstums- und Umwandlungsprozesse, dem wahren Sachverhalte — ich will hier ganz absehen von meinem definitiven Urteil über die Natur der *Lymphocystis*, das hier noch gar nicht hereinspielt — bedeutend näher gekommen zu sein.

In weiterer Verfolgung der Awerinzew'schen Arbeit will ich seine Angaben über die Hülle zitieren. Diese soll immer dicker werden, ein schwammiges Aussehen annehmen und ins Innere des Plasmas zackenartige Fortsätze treiben. Diesen Punkt kann ich nicht aufklären. Weder Bild noch Beschreibung lassen sich mit meiner durch zahlreiche Bilder belegten Erfahrung vereinbaren. Der eigenen Beschreibung Awerinzew's widersprechen übrigens auf das Schärfste die Mehrzahl seiner Abbildungen, auf denen die Hülle mit enthalten ist, so in Abhandlung 1909, Textfigur D, E, F, in Abhandlung 1911, Tafelfigur 17, 18, 20 und 25, die, soweit sie genau sind, mit meinen Beobachtungen übereinstimmen.

Seine Beschreibung fortsetzend, berichtet Awerinzew, daß die Plastinfortsätze ebenso wie das extranukleäre Chromatin einem Auflösungsprozeß unterliegen, der mit einer gleichmäßigen stärkeren Färbbarkeit des Plasmas endigt. Doch erkennt man darin bei stärkster Vergrößerung noch immer kleine Chromatingebilde mit Plastingerüst. Das entspricht möglicherweise den von mir gesehenen färbbaren Körnchen und Fädchen des Entoplasmas, die natürlich mit dem Chromatin nichts zu tun haben. Awerinzew nimmt als Endprodukt des erwähnten Zerfallsprozesses eine völlig gleichmäßige Beschaffenheit des Plasmas an, doch soll dies Stadium selten und sollen viel häufiger noch im Plasma einzelne Chromatinelemente nachweisbar sein. Es wird weiter gefolgert, daß bei diesem Prozesse vegetatives Chromatin zerstört, reproduktives als Energievorrat und Vererbungssubstanz aufbewahrt wird, und es werden noch weitergehende Schlüsse im Sinne einer völligen Elimination der Lehre

von der Kernkontinuität auch für die Metazoenzelle darauf gegründet. Es ist begreiflicherweise nicht jedermanns Sache, eine morphologisch so wenig begründete Lehre auch nur in Erwägung zu ziehen, und ich darf, schon wegen der von mir nachgewiesenen mangelhaften Voraussetzungen ein Eingehen hierauf als völlig überflüssig unterlassen. Im weiteren Verlaufe sollen sich im Plasma unregelmäßig verdickte Fäden sondern, in denen sich wieder Chromatin in morphologisch nachweisbarer Form ausbildet und Kerne formiert (sekundäre vegetative Kerne). Ferner werden durch zunehmende Vakuolisierung des Plasmas einzelne Plasmainseln abgesondert und in diesen, schließlich scharf abgegrenzten, in Vakuolen gelegenen Gebilden entwickelt sich aus feinsten, schon früher aufgetretenen Chromatinteilchen je ein Kern. Das sind nun die schon oben erwähnten sekundären Amöboide.

Jetzt sollen auch durch die unterdessen infolge ihrer fortschreitenden Vakuolisation geöffnete Cystenwand Wanderzellen des Wirtes eindringen, und Awerinzew gibt sich Mühe, den spezifischen Charakter seiner sekundären Amöboide gegenüber dem Verdachte zu retten, daß es sich doch vielleicht nur um Zellen des Fisches handeln könne. Hier folgen wieder eine Anzahl Hypothesen. Die sekundären Amöboide sollen je nach den Bedingungen zur weiteren Infektion des Wirtes oder zur Sporenbildung verwendet werden. Awerinzew ist geneigt, die Amöboide mit den „spherules" Woodcock's, die dieser auch für Sporen gehalten hat, zu vergleichen, vermißt aber deren regelmäßige Anordnung in einer besonderen Schichte, wie sie Woodcock abbildet. Auch ich kann wenigstens bestätigen, daß ich etwas Ähnliches wie Woodcock niemals gesehen habe. Über die Sporenbildung äußert sich Awerinzew diesmal sehr vorsichtig, d. h. gibt überhaupt keine Beschreibung des Vorganges und erwägt die Möglichkeit, daß die Zurechnung der *Lymphocystis* zum Genus *Henneguya* doch vielleicht nicht gerechtfertigt sei, wobei ich ihm lebhaft zustimmen muß. Der ganze zuletzt im Zusammenhang referierte Passus von Awerinzew's Beschreibung ist gerade in den wesentlichen Phasen so gut wie gar nicht illustriert, namentlich vermißt man ein Übersichtsbild, das für die Zugehörigkeit der aufgefundenen Sporen zu *Lymphocystis* wenigstens eine Art topographischen Beweises bilden würde. Vollends verdächtig ist das zugestandene Eindringen von Wirtszellen in die Cyste, denn es beweist aufs neue, daß Awerinzew die Degenerationsstadien vor sich hatte, die in ihrer mannigfaltigen Erscheinungsart und ihrer möglicherweise durch die verschiedene Behand-

lung auch sehr variablen Tinktionsfähigkeit Bilder ergaben, die er zu seiner recht unklaren und unbefriedigenden, zum Teil ganz hypothetischen Stadienkombination benutzt hat. Die dritte Arbeit (1911) enthält zunächst die bereits eingangs erwähnten Angaben von indessen aufgefundenen, aber weder beschriebenen noch abgebildeten kleinsten Jugendstadien von 3—5 μ Durchmesser. Doch werden immerhin noch einige sehr kleine Stadien (ihre Dimensionen stellte ich oben fest) beschrieben und abgebildet, wobei die Färbbarkeit ihres Plasmas in einer mir nicht einleuchtenden Weise als der Ausdruck eines Chromatingehaltes gedeutet wird. Nun glaubt Awerinzew auch den Übergang geformter Chromatinbestandteile ins Plasma als Quelle der Chromidien nachweisen zu können. Ich habe auseinandergesetzt, wie wenig Vertrauen ich solchen Angaben im Allgemeinen entgegenbringe, und betone, daß mir speziell die hier vorliegenden Beweise als völlig unzureichend und meiner eigenen Erfahrung strikte entgegenlaufend erscheinen. Ich kann es nun einmal nicht glauben, daß ein Chromatinkorn, das der Kernmembran anliegt, oder sogar einen kleinen Kernbuckel bildet, auch unbedingt auf der Wanderschaft begriffen sein muß, vollends Bilder wie Fig. 8 auf Tafel 12 mit zahlreichen großen Brocken, die spitze „Pseudopodien" über den Kernrand hinausstrecken, scheinen mir alles eher als verläßliche und normale Erscheinungen zu sein. Auch hier muß ich nachdrücklich auf meine gegenteiligen Erfahrungen und die schon bei meiner Beschreibung vorweggenommenen Gegenargumente verweisen. Bemerkenswert und als Parallelbeobachtung zu einer von den meinen interessant ist die Angabe Awerinzew's, daß er eine Differenz in Bau und Färbbarkeit zwischen jungen *Lymphocystis* aus den inneren Organen und aus der Haut fand. Erstere haben ein dunkles Plasma (Chromatingehalt nach Awerinzew!) und keine geformten Einschlüsse, letztere ein lichtes, dabei aber einzelne Chromidialkörper darin. Man erinnere sich, daß ich an den basiepithelialen Jugendstadien und den im Bindegewebe liegenden etwas wenn auch nicht ganz Entsprechendes feststellen konnte, was sogar andererseits auch eine gewisse Widerlegung von Awerinzew's Grundanschauungen bedeutet. Die basiepithelialen *Lymphocystis* hatten ein sehr dunkles Plasma, aber dabei doch ein deutliches „Chromidium" (= Netzkörper). Dies widerspricht Awerinzew's Deutung, der in einem stark tingiblen Plasma das gewissermaßen in ihm noch gelöste Chromatin erblicken will. Meine bindegewebigen Zellen hingegen zeigten ein lichtes Plasma und kein Chromidium. Die gegensätzliche Verteilung (dunkles Plasma und kein Chromidium und

vice versa) wäre mehr im Sinne von Awerinzew gewesen. Ich sehe darin auch eine Art Widerlegung der ganzen Chromatinwanderungs-, lösungs-, regenerationsannahmen usw. Das was wir von Awerinzew über die Entstehung des Entoplasmas erfahren, sowie auch die Abbildungen dieses Prozesses lassen sich unschwer mit meiner Schilderung von der Umbildung der ursprünglichen Sphäre in eine entoplasmatische Zone in Übereinstimmung bringen, wenn auch der Autor von der richtigen Erkenntnis der Sachlage weit entfernt ist und zur Erklärung des Vorganges wieder Hypothesen (Flüssigkeitsaufnahme, Verflüssigung des inneren Plasmas) zu Hilfe nimmt. Nochmals wird betont, daß in keinem Wachstumsstadium eine besondere Kernhülle wahrgenommen wurde und die Trennung von Kern und Plasma nur nach Analogie zweier nicht mischbarer Flüssigkeiten aufrecht erhalten bleiben soll. Ich habe diese Angelegenheit schon oben berührt und erledigt. Es ist doch gewiß nicht anzunehmen, daß unsere Objekte, die höchstens „Speziesunterschiede“ aufweisen können, in einem so wesentlichen Punkte, wie es der Besitz einer Kernmembran ist, grundsätzlich differieren sollten. Auf den Zeichnungen Awerinzew's hat der Kern immer einen scharfen linearen Kontur! Nun wird eine Zunahme der chromatischen Kerninhaltskörper notiert, der eine Auswanderung des Chromatins entweder in größeren Stücken oder in einer Art „Aussickerung“ folgt. Es wird ferner die Aufmerksamkeit auf ein chromatinartig färbbares Körperchen im Plasma gelenkt (das aber den Bildern nach eine große Variabilität der Größe, des Baues und der Färbbarkeit aufweist). Dieses wird mit einem „Dotterkern“ verglichen und soll sich in chromatinartige „Kügelchen“ auflösen. Nach den vorliegenden Zeichnungen handelt es sich um winzig kleine Granula, die keineswegs, wie dies Awerinzew's will, mit den „spherules“ Woodcock's vergleichbar sind. Es wird ihnen Teilungsfähigkeit zugesprochen, was ich auch für schwer beweisbar halte. Eines dieser Bilder, auf das der Autor als entscheidend besonderes Gewicht legt (seine Fig. 20 auf Taf. 12), ist sicher identisch mit meiner Fig. 65, die ich als seltenen Befund bezeichnete und über deren Natur ich mir die Vorstellung gebildet habe, daß es sich hier um eine besonders modifizierte Form eines vorzeitigen degenerativen Netzkörperzerfalles handle. Die „Kügelchen“ werden von Awerinzew den Chromidien zugerechnet. Die Erwähnung von Veränderungen im Ectoplasma im Sinne einer Färbbarkeitsabnahme und der Bildung der gestreiften Hülle aus einer alveolären Plasmaschicht geben wiederum Anlaß zu Erwägungen über die Wirkung der das Plasma durchtränkenden

Chromatinmassen. Die besondere Art dieser hypothetisch angenommenen Beteiligung des Chromatins ist zwar dem Autor unaufgeklärt (ebenso wie die Tatsache nicht erwiesen ist! Ref.), aber es wird doch auf die erste Hypothese eine zweite von einer enzymatischen Wirkung des Chromatins aufgesetzt. Ich habe noch selten eine Arbeit gelesen, in welcher Vorgänge des Zellenlebens, die doch zu allererst einer einwandfreien morphologischen Beschreibung bedürftig wären, in einer so hemmungslosen Weise zum Ausgangspunkte willkürlicher Annahmen von Stoffwechsel- und Umwandlungsprozessen gemacht wurden. Für die Erkenntnis kann durch solche Forschung kaum etwas gewonnen werden. Auf einige andere Detailangaben will ich nicht mehr näher eingehen, sie lassen sich mit bereits früher erwähnten Dingen, so z. B. mit der unregelmäßigen Abgrenzung von Ecto- und Entoplasma, wie sie Gegenstand meiner Beschreibung waren, zur Genüge erklären. Im wesentlichen handelt es sich in Awerinzew's Darstellung um eine Wiederholung und Bekräftigung seiner früheren Angaben. Der Autor findet es am Schlusse seiner Ausführungen übrigens für geboten, seiner Überzeugung Ausdruck zu geben, daß es sich um keine Zerfalls-, Degenerations- oder Absterbeerscheinungen handle, eine Äußerung, die angesichts meiner, wie ich glaube, überzeugenden Befunde, besondere Aufmerksamkeit verdient, und die beweist, daß dem Autor ein ähnlicher Gedanke wenigstens als Möglichkeit aufgestiegen ist. Denn daß es sich um Degeneration handelt, wird nach meinen Beobachtungen über das weitere Schicksal der Cysten, den völligen Schwund des Cysteninhaltes und den eigenartigen „pseudomorphotischen" Ersatz derselben durch „Wirtsgewebe" wohl niemand ernstlich in Zweifel ziehen können. Awerinzew scheint von diesen Vorgängen mit Ausnahme des einmal erwähnten Eindringens von Wanderzellen auch nicht die geringste Andeutung gesehen zu haben. Dies erscheint nicht unbegreiflich, wenn man berücksichtigt, was ich schon wiederholt betont habe, daß nämlich die einzelnen individuellen Objekte sich in bezug auf den Ablauf der Vorgänge bzw. das Vorhandensein der sie repräsentierenden morphologischen Erscheinungen sehr verschieden verhalten. So kann in einem Falle der Tumor bloß aus reifen Cysten bestehen und alles andere fehlen (Fig. 2), ein andermal sind die Jugendstadien sehr häufig, wieder in einem anderen Objekt begegnet man auffallend vielen Degenerationsformen und all das kann noch in jeder möglichen Kombination vorkommen. So hat Zschiesche bloß reife „Cysten" („Eier") beschrieben, sah aber auch vieles von der Degeneration und dem Plasmaschwund,

sowie von der Ausfüllung der leeren Membranen durch anderes Gewebe, von dem Eindringen von Epithelzapfen in die „Eier“, von der Bildung der Granulationsmassen und Entstehung der Narben, von der Abkapselung und Zertrümmerung der *Lymphocystis*-Individuen usw. Hingegen erwähnt er nichts von Jugendstadien, und ich überzeugte mich, daß keine in seinem Präparate vorhanden sind, sie wären sicher trotz der mangelhaften Konservierung meinem in diesem Punkte bereits erfahrenen Auge nicht entgangen.

Die theoretischen Betrachtungen Awerinzew's über die Bedeutung der Chromidienbildung als Wiederholung einer älteren Phase der Zellorganisation und über die Lebensfähigkeit von ausschließlichen Chromidialzellen sollen hier, wo es sich zunächst um reine Tatsachenerforschung handelt, unberücksichtigt bleiben. Sie sind ohnedies ganz aphoristisch gehalten und eine Diskussion würde auf beiden Seiten eine gründliche Benutzung und Sichtung noch fernerliegenden Tatsachenmaterials bedürfen. Zum Schlusse werden die Vorgänge der Sporenbildung im gleichen Sinne wie an früheren Stellen und mit etwas größerer Zuversicht wiederholt, aber ich muß gestehen, daß die schattenrißartigen Bilder von geschwänzten Sporen und die bloße Versicherung der Auffindung angeblich zweifelloser Sporen von jener Deutlichkeit, wie sie in den ersten Mitteilungen abgebildet waren, auf Zupfpräparaten, mich nicht überzeugen und meine Vermutung einer Mischinfektion nicht unterdrücken können. Viel wichtiger wäre die Beigabe eines Übersichtsbildes gewesen, das die fraglose topographische und genetische Beziehung der Sporenbildung und der Sporen wenigstens in annähernd jener Vollständigkeit bewiesen hätte, wie es bei zahlreichen *Myxosporidien* so leicht und einfach möglich war. Es ist mir deshalb unfaßbar, auf welche Argumente hin Awerinzew schließlich seine Zuversicht gründet, daß selbst im Falle einer erwiesenen Mischinfektion der Charakter der *Lymphocystis* als echtes *Cnidosporidium* gesichert bleibe. Anmerkungsweise möchte ich hinzufügen, daß die ausführlichere Abbildung einer reifen *Lymphocystis* in Fig. 25, Taf. 12 bei Awerinzew meines Erachtens nichts weiter ist, als eine etwas schematische Wiedergabe einer im Beginn der Degeneration befindlichen Cyste. Die Inhaltskörper des Plasmas fasse ich hier zum Teil als Netzkörper, ev. seine Zerfallsprodukte, zum Teil als die färbbaren kleinen Körner und Fäden des Entoplasmas und endlich zum Teil als meine „Entoplasmaschollen“ auf. Mit Awerinzew bin ich der Meinung, daß Mrázek's Vermutung, es wäre die *Lymphocystis* ein vergrößerter Lymphocyt und die von Awerinzew als ausgewanderte achromatische

Kernteile (die ich für „Entoplasmaschollen“ erkläre) betrachteten Gebilde wären die hier eigentlich in Frage kommenden Parasiten, für mich in dieser Form unannehmbar ist. Hierauf einzugehen wird sich bei meiner allgemeinen Besprechung der Resultate Gelegenheit ergeben.

Darf ich noch einmal zusammenfassen, was aus der Vergleichung von Awerinzew's Publikation und meinen Wahrnehmungen hervorgeht, so ist es wohl zunächst die Tatsache, daß ich offenbar über ein viel reicheres, ich darf wohl auch sagen kontinuierlicheres Entwicklungsmaterial von *Lymphocystis* verfüge, daß eine ganze Anzahl von wichtigen cellulären Erscheinungen, wie Sphäre, Zentralkörper, Centrophormien von mir festgestellt und genau verfolgt wurde, und daß ich auch die so markanten und in vieler Hinsicht bedeutsamen Zustände nach dem Zugrundegehen der *Lymphocystis*, wenn von den kurzen Angaben Zschiesche's abgesehen wird, ausschließlich beobachtet habe, während bei Awerinzew von diesen Dingen nur insofern die Rede sein kann, als vielleicht einer oder der andere seiner Befunde in die meinen hineindeutbar ist.

Das, was aber Awerinzew an positiven Daten vorbringt, bezieht sich augenscheinlich bloß auf detaillierte Beobachtung eines nur wenig ausgedehnten Abschnittes im Lebenszyklus des Objektes und ist so durchsetzt von subjektiven und hypothetischen Elementen, daß demgegenüber ein reiches Tatsachenmaterial auf einen bedeutend höheren Erkenntniswert Anspruch erheben darf. Ich bin mir ja selbst der vielfachen Unvollständigkeit meiner Darstellung bewußt. Wenn ich mich doch entschlossen habe, das mir bisher zur Verfügung Stehende zum Gegenstand einer so ausführlichen Publikation zu machen, so kann ich dies damit rechtfertigen, daß in absehbarer Zeit eine Ergänzung des Materials und eine dementsprechende Ausfüllung der meiner Untersuchung anhaftenden Lücken nicht zu erwarten ist, und ich andererseits doch die Empfindung habe, wenigstens einige Beiträge zur Klärung einer interessanten Frage aufgebracht zu haben.

Ein Punkt, der vielleicht den meisten Lesern in der Fülle der Erscheinungen ganz entgangen sein wird und der doch bei den verschiedenen Autoren, so mir, Awerinzew und Woodcock nicht übereinstimmt, ist die Gliederung des Plasmakörpers der *Lymphocystis* in Ento- und Ectoplasma. Wer die Gründe verfolgt hat, die mich zur Definition der genannten beiden Anteile an meinen Objekten geführt haben, wird ihnen wohl eine gewisse Folgerichtig-

keit oder, sagen wir besser, Zweckmäßigkeit zubilligen müssen. Bei Awerinzew und Woodcock scheinen andere Gründe für die Einteilung des Plasmas maßgebend gewesen zu sein. Dies geht daraus hervor, daß beide die Lage der „Chromidien“ im Entoplasma angeben und zeichnen. Ich kann diesen sicher in gewissem Sinne objektiven Angaben nichts entgegenstellen als die Annahme, daß hier auch in der Dicke der einzelnen Schichten spezifische Variationen vorlagen, wie dies in anderen Details (Membran) zweifellos der Fall ist. Es braucht bloß eine nach außen von den Netzkörpern befindliche Ectoplasmalage etwas breiter (man vergleiche Woodcock's Fig. 6), hingegen das meinem Entoplasma entsprechende Gebiet von etwas kleinerem Durchmesser zu sein, und es ist damit gleich, vor allem für den, der die Dinge nicht wie ich, ab origine verfolgt hat, der Anlaß zu einer anderen Einteilung des Plasmas gegeben. Ich glaube aber, daß es sich der Mühe zur Aufklärung dieses Nebenpunktes kaum verlohnt.

9. Übersicht der Ergebnisse.

Die Zusammenfassung meiner Ergebnisse führt mich zu einem Resultate, das ja im Vorhergegangenen vielfach schon in klarer Weise samt den dazu führenden Argumenten zum Ausdrucke gekommen ist. Ich bin der Ansicht, daß die Mehrzahl der festgestellten Eigenschaften dem Parasitencharakter der *Lymphocystis* widerspricht. Ohne mich in langatmige Wiederholungen einzulassen, will ich die maßgebendsten Punkte doch noch einmal hervorheben.

Die jüngeren Stadien zeigen den Charakter von Zellen, wie sie im Bereiche der Protozoen kaum zu beobachten, hingegen in den Metazoengeweben eine ganz gewöhnliche Erscheinung sind. Der Kern ist ein typischer Metazoenkern, Sphäre und Zentralgebilde schließen an die entsprechenden Dinge in Metazoenzellen völlig an. Eine Anzahl Befunde legt die Vermutung nahe und erhebt sie in manchen Fällen zur augenfälligen Gewißheit, daß zwischen Gewebezellen verschiedener Art und Herkunft und den jungen *Lymphocystis* eine kontinuierliche Entwicklungsreihe besteht, deren Anfangs- und Endglieder ausgesprochenen Charakter in der einen oder der anderen Richtung (zweifellose Gewebszelle und zweifellose *Lymphocystis*) aufweisen. Dies gilt namentlich von den außerordentlich klaren Bildern der Schuppenosteoblasten (Fig. 69—71). Wenn nun auch in der weiteren

Entwicklung die *Lymphocystis*-Zelle einen durchaus eigenartigen Charakter annimmt, so fällt derselbe doch nicht aus dem Rahmen des Metazoenzellbegriffes heraus. Da tritt zunächst der Netzkörper („Chromidium" Awerinzew's) in einer Anfangsgestalt auf, die ihn als unzweifelhaftes Homologon eines Centrophormiums, also eines den Protozoen völlig fremden Zellorganes kennzeichnet. Unter den weiteren besonders spezifischen Eigenschaften bleibt eine Anzahl bewahrt, die stark gegen die Protozoennatur sprechen: Die dauernde Einkernigkeit, der Mangel einer jeden Vermehrungstätigkeit auf allen beobachteten Lebensstadien, die Widerlegung gewisser als protozoenkennzeichnend beschriebener Vorgänge im Zellenleben, z. B. das Schicksal des Chromatins und des Plastins, der Chromidien usw. betreffend, der höchst mangelhafte Beweis für die Zugehörigkeit der angeblich beobachteten Sporen und überhaupt die enorme Häufung konstruierter und hypothetischer Vorgänge bei der Deutung der Erscheinungen.

Awerinzew selbst hat Einwände dieser Art zum Teil vorausgesehen, teils auch wirklich (Mrázek) erfahren und ist bestrebt, denselben zu begegnen. So findet er es mit dem Metazoenzellcharakter unvereinbar, daß ein so enormes Größenwachstum eintritt und daß es zur Bildung einer so ausgesprochenen „elastischen" Cystenmembran kommt. Ich gestehe zu, daß dies ungewöhnliche Erscheinungsformen sind, aber weder das eine noch das andere ist der Metazoenzelle ganz fremd. Membranbildungen aller Art kommen in großer Zahl vor, man braucht nur an die Eier und die vielfachen ectoplasmatischen Verfestigungen und Abscheidungen zu denken, die in der Metazoenhistologie so reichlich verbreitet sind. Auch das Riesenwachstum der Zellen ist durchaus nichts so Ungewöhnliches, namentlich unter dem Einflusse abnormer Reize, wie es z. B. in erster Linie die Infektionserreger verschiedener Art sind. Die Riesenzellbildung bei Tuberkulose, die enorme Hypertrophie der Nervenzellen von *Lophius* unter dem Einfluß von *Glugea lophii* (Mrázek, Weissenberg) und die aus eigener Erfahrung mir bekannte bedeutende Zell- und Kernhypertrophie, verbunden mit auffallender Formänderung und Färbbarkeitsverminderung des Kernes in den Nierenzellen des Olmes bei Infektion mit *Chloromyxum* sind Beispiele dafür, und zwar nur eine Auswahl aus einer langen Reihe. Dazu kommt der interessante, von Mrázek beschriebene Fall der *Myxocystideen*, der ja den Anlaß

zu den Einwendungen dieses Autors gegen Awerinzew gegeben hat. Ähnlich wie ich bei *Lymphocystis* weist Mrázek für die *Myxocystideen* nach, daß die großen beobachteten Zellen nichts weiter als vergrößerte Zellen und zwar Lymphocyten der befallenen Oligochaeten seien, kenntlich unter anderem an den schön erhalten bleibenden Zentralgebilden, die in Centroplasmen oder Sphären eingeschlossen sind. Der Kern weist eine analoge Hypertrophie und Lappung auf wie der von *Lymphocystis*. Freilich — und das trifft für alle anderen von mir oben angeführten Fälle von Riesenzellbildung zu — ist Mrázek auch in der Lage, den Erreger des abnormen Zellwachstums innerhalb der hypertrophierten Lymphocyten nachzuweisen und er versucht, ein Gleiches an Awerinzew's Objekt durchzuführen. Er nimmt als wirkliche Parasiten nur die als „ausgesproßte Plastinmassen“ von Awerinzew bezeichneten Klumpen und Stränge (Fig. 25, Taf. 12 der Awerinzew'schen Arbeit 1911) an. Hierzu muß ich bemerken, daß Mrázek einem Irrtum unterliegt, denn ich bin fest überzeugt, daß diese Plastinklumpen nichts anderes als etwas schematisch und mit Übertreibung unwesentlicher Details dargestellte „Entoplasmaschollen“ (vgl. meine Fig. 47) sind und in ihrer Wiedergabe bei Awerinzew leicht den Eindruck zelliger Gebilde machen konnten. An meinen Entoplasmaschollen hätte Mrázek eine solche Diagnose gewiß niemals gestellt.

Nun wird man mit Recht fragen: Was ist also dann die Ursache jenes abnormen Zellwachstums, das zur Bildung der durch meine Abhandlung in ihrem Protozoencharakter bestrittenen *Lymphocystis* führt, wenn in der ganzen Darstellung von keinerlei fremden Organismen die Rede ist? Darauf nun muß ich, so leid es mir tut, vorläufig die Antwort schuldig bleiben, ich habe nichts gefunden, was ich bei Anwendung einer einigermaßen genauen Kritik als Parasiten ansehen könnte. Zweierlei wäre hier zu vermuten: 1. Vielleicht ist das *Lymphocystis*-Phänomen überhaupt kein parasitäres im gewöhnlichen Sinn, sondern als ein echter Tumor anzusehen, nach Art etwa des Carcinoms, dessen parasitäre Natur ja von der Mehrzahl der Autoren bestritten und dessen Ätiologie auf zellmechanische Momente als bestimmende Ursache zurückzuführen wäre (vgl. R. v. Hertwig, Boveri, Joseph u. a.). Gegen eine solche Parallelisierung sprechen aber, wie ich nicht verhehlen will, schwerwiegende Gründe, nämlich die augenscheinliche Infektiosität der Affektion und der Mangel jeglicher Proliferationserscheinungen gerade an den spezifischen

Elementen (das umgebende Gewebe freilich reagiert durch Proliferation, Infiltration und Narbenbildung, was aber natürlich als kein spezifisches Merkmal gelten kann).

2. Es wäre das Vorhandensein eines mikroskopischen derzeit der Untersuchung entgangenen Erregers etwa eines Bakteriums kleinster Sorte oder eines ultramikroskopischen Organismus in Erwägung zu ziehen. Ganz neu ist in dieser Frage diese Idee nicht. Woodcock dachte bereits an Bakterien, seine daraufhin veranlaßten Untersuchungen ergaben ein negatives Resultat. Auch mir fiel nichts in der angegebenen Richtung, so weit ich mich auch darum bemühte, auf; eine nach jeder Richtung erschöpfende bakteriologische Untersuchung konnte an dem konservierten Material nicht mehr vorgenommen werden. Es bleibt also noch die Möglichkeit eines nicht nachgewiesenen oder derzeit nicht nachweisbaren Mikroorganismus, die mir durchaus nicht a limine abweisbar scheint. So gut als ein mikroskopisches Protozoon (*Glugea*), ein winziger Bacillus (*Tuberkulose*) typische Zellhypertrophien erzeugen kann, können wir dies einem unbekannten Agens zumuten. Für die infektiöse Natur spricht z. B. sehr stark das häufige nesterweise Vorkommen der Jugendstadien und auch die Tatsache, daß manchmal in der Nähe der degenerierten *Lymphocystis*, bzw. der eröffneten Cystenmembranen Jugendstadien beobachtet werden (Fig. 85) und das Auftreten von Jugendformen in jenen Gebieten, wo der fragliche Erreger leicht ausgesät werden konnte, z. B. in den an die Stelle der degenerierten Cysten getretenen Granulationsmassen (Fig. 86). Dies läßt auf ein Freiwerden der Erreger und das Ergriffenwerden neuer Gewebszellen schließen. Daß der Erreger vermutlich kein Protozoon ist, geht noch aus einer anderen Tatsache hervor, d. i. die gewisse Spezifität der protozoischen Parasiten bezüglich der Wirte. Wir haben es aber bei *Lymphocystis* mit verschiedenen Spezies von See- und Süßwasserfischen zu tun. Freilich könnte man, was ja mehrfach schon aus anderen Gründen versucht wurde, entgegnen, es handle sich eben um Speziesunterschiede der Parasiten und zwar eben der als solcher angesprochenen *Lymphocystis* selbst. Das hätte natürlich nur dann Geltung, wenn die Resultate meiner ganzen Arbeit widerlegt würden.

Unsichtbare und unbekannte Krankheitserreger vermutlich ultramikroskopischer Art gibt es ja sicher im ganzen Tierreiche eine große Zahl. Ich erinnere unter den Fischen bloß an die Karpfenpocken, bei denen die ätiologische Forschung bisher ergebnislos

war. All das Gesagte will aber nicht definitiv ausschließen, daß nicht auch andere Möglichkeiten in Betracht kämen, etwa solche chemischer Natur u. a. Kurz rekapitulierend kann ich aber im Folgenden als derzeit abschließendes Ergebnis feststellen: Die sog. *Lymphocystis* ist kein Parasit, sondern entsteht durch einen rein hypertrophischen Prozeß aus Gewebszellen der erkrankten Tiere. Von hyperplastischen Vorgängen (Zellneubildung) ist nicht die allergeringste Spur nachzuweisen, jede befallene Gewebszelle macht ihren Entwicklungsgang für sich allein durch und ist einer Vermehrung unfähig. Es sind verschiedene Gewebe, die *Lymphocystis*-Zellen liefern können (Epidermis, Osteoblasten, lockere Bindegewebszellen, vielleicht auch andere), was ebenso für das Eindringen eines fremden Agens, also für eine Infektion, spricht, wie das Verhalten beim Ausbruch der von mir im Aquarium beobachteten *Lymphocystis*-Epidemie. Die ersten Stadien gehen ganz unvermerkt aus normalen Gewebszellen hervor, und alle Teile, auch die der vorgeschrittensten Zellen lassen sich unschwer auf die ursprünglichen Zellorgane zurückführen. Nur das „Chromidium" AWERINZEW's, mein „Netzkörper" macht insofern eine Ausnahme, als es zwar auf ein in vielen Zellen verbreitetes Organ, nämlich das Centrophormium (BALLOWITZ)[1]) deutlich zurückgeht, dieses Centrophor-

[1]) Ich beschränke den Vergleich auf das BALLOWITZ'sche Centrophormium, weil, wenigstens in den früheren *Lymphocystis*-Stadien, die klare und innige Beziehung des Netzkörpers zur Zellsphäre einen solchen direkt fordert. Was den „apparato reticolare" betrifft, so stehe ich zwar nicht an, seine strukturelle und teilweise auch topographische Übereinstimmung (letztere namentlich im Hinblick auf ältere *Lymphocystis*-Zellen) mit meinen „Netzkörpern" zuzugeben; ich halte aber die Frage nach der Homologie von Centrophormium und „apparato reticolare" für noch nicht in dem Grade geklärt, daß man beide Strukturen ohne weiteres als identisch bezeichnen dürfte, und habe eher die Empfindung des Gegenteiles. Um nur auf eines hinzuweisen: Selbst in solchen Fällen, in welchen der „apparato reticolare" neben dem Kern (nicht ihn einschließend) liegt, ist keinerlei Beziehung zu den Zentralkörpern resp. Sphären nachzuweisen, z. B. in vielen Epithelien, wo die Zentralkörper ganz oberflächlich liegen, während der „apparato" eine tiefe Lage hat. (NEGRI, VON BERGEN, BRUGNATELLI, GOLGI, D'AGATA und viele andere.) Ich kann mich also der Ansicht vieler Autoren, so unter anderen der des Entdeckers der Centrophormien selbst, BALLOWITZ, ferner PERRONCITO's und anderer, neuerdings auch KOLMER's noch nicht anschließen, welche für die Identität der in Rede stehenden Bildungen eintreten und verweise als Beispiel auf die einen solchen Vorgang gleichfalls ablehnende Angabe von PENSA, der in Knorpelzellen gleichzeitig Sphären mit Centriolen und „apparato reticolare" als topographisch von einander unabhängige Gebilde feststellt. Auch GOLGI ist gegen die einheitliche Auffassung der beiden Apparate, ebenso MACCABRUNI auf Grund von Befunden an Knochenmark- und Milzzellen.

mium selbst aber den normalen, nichtinfizierten Zellen nicht zukommt. Da wir aber schon von anderen Zellorganen her die Erfahrung haben, daß sie zunächst nur bei gewissen Objekten, schließlich aber bei nahezu allen nachweisbar waren und so in ihrer Ubiquität bestätigt wurden (Zentralkörper, Mitochondrien), so fällt es uns gewiß nicht schwer, auch für die als Centrophormium schon bei vielen Objekten nachgewiesene korb- oder gitterartige Sphärenumhüllung mindestens eine größere Verbreitung zu postulieren. Der Grad der Nachweisbarkeit, resp. die Derbheit oder Zartheit dieser Struktur mag je nach dem Gewebe schwanken und das Centrophormium sich aus diesem Grunde bisher oft dem Nachweis entzogen haben. Der zur Hypertrophie führende Reiz, hier die mutmaßliche Infektion, kann durch entsprechende Anregung gewisser Wachstums- und Stoffwechselvorgänge das „latente“ oder mit den bisherigen Methoden in der normalen Zelle nicht nachweisbare Centrophormium in eine deutlich sichtbare Gestalt übergeführt haben.

Der von mir für die Jugendstadien festgestellte Gesamtcharakter der Zelle ist, abgesehen von allen anderen Umständen, als geradezu idealer Typus einer Metazoenzelle aufzufassen, und hat keinen einzigen Zug, der etwa eher einer Protozoenzelle zukäme. Daher mag sich auch eine Reihe jener Differenzen erklären, die bei den verschiedenen Forschern in der Beschreibung der *Lymphocystis* auftauchen. Die Artspezifität dieser verschiedenen Objekte äußert sich eben außer in verschiedener Zellbeschaffenheit auch in einer morphologisch verschieden geäußerten Reaktionsfähigkeit auf den angenommenen identischen Reiz des unbekannten Mikroorganismus.

Die charakteristischen Reaktionsvorgänge der nicht infizierten, d. h. also nicht zu *Lymphocystis* umgewandelten Nachbargewebe erleichtern ihrerseits in gewisser Beziehung die Erkenntnis des Gesamtbildes.

Das nesterweise Vorkommen gleicher Stadien, unter anderem auch in der Nähe von degenerierten *Lymphocystis*-Individuen und der in bezug auf den Entwicklungszustand der zusammensetzenden Gebilde sehr einheitliche, je nach dem befallenen Fischindividuum aber

Bezüglich der Literatur über diese, hier ja nicht so sehr in Betracht kommende Diskussion sei übrigens auf das Referat von Duesberg verwiesen, aus welchem deutlich hervorgeht, wie groß die Schwierigkeiten sind, die einer Klassifikation und Vergleichung einer ganzen Reihe von Zellstrukturen, darunter auch der hier erwähnten, noch entgegenstehen.

schwankende Charakter der Tumoren spricht ebenfalls für die infektiöse Natur der ganzen Erscheinung.

Wenn man unter den reifen Zellen geeignete Typen heraussucht, fällt es nicht schwer, trotz der großen Differenz zwischen diesen und den Jugendstadien den gemeinsamen ursprünglichen Zellcharakter in bezug auf das Vorhandensein und die gegenseitige Anordnung der wichtigeren Teile auf beiden Seiten noch zu erkennen. So ist selbst in der bereits 350 μ großen Zelle der Fig. 37 das ursprüngliche Plasma im engeren Sinn (jetzt Ectoplasma) der darin enthaltene Kern, die ursprüngliche Sphäre (jetzt Entoplasma) samt dem sie von außen umgebenden Centrophormium (= Netzkörper) und dem hier zufällig zentral gelegenen einzigen Zentralkörper zu einem Bilde vereinigt, das auf das gleiche Schema zurückführbar ist, wie etwa das der Zelle in Fig. 21 oder selbst noch jüngerer Stadien.

Was die als wesentliches Moment der „*Lymphocystis*-Werdung" erkannte Hypertrophie der normalen Zelle betrifft, so sind ja daran so ziemlich alle Zellbestandteile in gleicher Weise beteiligt, es drängen sich aber gewisse Elemente besonders auf, so das überhaupt erst bei dieser Gelegenheit manifest werdende Centrophormium und die enorme Entwicklung der Sphärensubstanz zum Entoplasma, was wieder die eigenartigen Veränderungen des Centrophormiums zur Folge hat.

Wenn eine Zelle, die sich durch einen pathologischen Reiz in solcher Weise qualitativ und quantitativ von ihrer normalen Form und Funktion entfernen muß, zum Schlusse Störungen ihrer Stoffwechseltätigkeit erfährt, die zu regressiven Veränderungen führen, so ist das nicht mehr verwunderlich, wie eine ganze Reihe pathologischer Erscheinungen ähnlicher oder weniger ähnlicher Natur, und findet auch in jenen Tatsachen eine gewisse Parallele, welche ja nach Ansicht vieler Autoren im normalen Zellenleben zeitweise Gleichgewichtsstörungen verursachen. Mit solchen Erscheinungen könnte ja die unsere in gewisser, wenigstens in symptomatischer Beziehung, verglichen werden, so mit den in der Lehre von der sog. Kern-Plasmarelation (R. v. Hertwig u. a.) zugrundegelegten.

10. Die Deutung der *Lymphocystis* als Eier.

Nur der Vollständigkeit halber sei an die so vielfach erwogene Einatur der *Lymphocystis* noch einmal erinnert. Man dachte an die

eigenen Eier des Fisches (Woodcock, McIntosh).[1] McIntosh fand in einem Hauttumor Cysten mit Jugendstadien eines *Trematoden*, wie er vermutet von *Diplozoon paradoxum*. Auch ich fand Trematodencysten oft mitten in den *Lymphocystis*-Tumoren; von der Auffassung Zschiesche's, der direkt von „Eiern in der Haut von Makropoden" spricht, wurde genügend gehandelt. Auch parasitische *Copepoden* wurden gefunden, aber doch nicht ernstlich in Erwägung gezogen. Es ist völlig ausgeschlossen, daß eigene Eier oder solche irgendeines Parasiten in Betracht kommen, so verführerisch besonders manche Zustände (Fig. 31) zu einer solchen Deutung einladen mögen. Die ganzen Entwicklungsvorgänge, Größenverhältnisse und Lokalisationseigentümlichkeiten schließen diese Möglichkeit aus.

11. Ein Pilzbefund.

Ganz außerhalb der Erwägung ätiologischer Verhältnisse liegt sicher folgender Befund, den ich an einem der untersuchten Tumoren erhob und der sich auf das Vorkommen von Pilzfäden innerhalb der *Lymphocystis*-Bildungen bezieht. Es ist sicher ein vereinzelter zufälliger Nebenbefund, der wohl auf eine gelegentlich einer Verletzung erfolgte Infektion mit dem Pilz zurückzuführen ist, und zwar dürfte diese Verletzung im Zusammenhang mit der Eröffnung einer degenerierten *Lymphocystis* nach außen erfolgt sein. Fig. 89 zeigt in der Mitte des eine Membran erfüllenden Granulationsgewebes das augenscheinliche Zentrum eines Mycels, von welchem Pilzfäden nach allen Seiten ausstrahlen und auch durch die Membran nach außen dringen. Dabei ergibt sich der auffallende Umstand, daß an den Durchdringungsstellen der Membran diese spitzenartig von dem durchtretenden Pilzfaden mitgezogen wird, was auf eine gewisse Elastizität oder Plastizität der Membransubstanz auf diesem Stadium hinzuweisen scheint. In Fig. 90 unten ist ein Flachschnitt des gleichen Objektes mit einem herausgedrungenen verzweigten Faden wiedergegeben und darüber liegt sogar eine erst in relativ frühem Degenerationsstadium befindliche Zelle, in deren unterer Partie eine Anzahl quer- und schräggetroffener Fäden zu sehen sind, wovon die untersten zwei Querschnitte gerade innerhalb der Membran getroffen sind. Diese Fäden sind in das auf der Fig. 89 dargestellte Wucherungszentrum hinein zu verfolgen. Der hier ge-

[1] Dieser erzählt, daß der Fischer, der die affizierten Tiere brachte, die Äußerung tat: „It carries its eggs on its back."

schilderte Fall, der offenbar eine sekundäre Infektion an einem durch andere Momente geschaffenen locus minoris resistentiae bedeutet, erinnert an einen anderen sehr ähnlichen, den ich bei dem in der Niere des Grottenolmes schmarotzenden *Chloromyxum protei* vor einer Reihe von Jahren sah. Hier fand ich in einer durch eine Anzahl intracellulärer Jugendstadien des Parasiten hypertrophierten Nierenzelle dem Plasma eingelagert einen Haufen von Bakterien.

12. Zur Chromidienfrage.

Mit Hinsicht auf die bei der *Lymphocystis*-Diskussion so viel erwähnte Chromidienfrage kann ich es nicht unterlassen, hier nochmals zu betonen, wie wenig begründet ich die bei vielen Forschern allzu stark in den Vordergrund dringende Tendenz halte, allüberall im Protozoenreiche nach Chromidien zu suchen, bzw. alle möglichen Strukturen als solche zu erklären und weitgehende Schlüsse auf celluläre Vorgänge daraus abzuleiten.

Was mir bei *Rhizopoden* als eine gut begründete Erkenntnis gilt, erscheint mir in anderen Protozoengruppen, soweit ich mir ein Urteil zutraue, höchst problematischer Natur zu sein. Dies gilt auch für die *Neosporidien*, speziell die *Myxosporidien*, die ja von Woodcock, Johnstone und namentlich Awerinzew als bei *Lymphocystis* in Betracht kommend angeführt werden. So riesenhafte Chromidienbildungen sind diesen Gruppen sicher ganz fremd, wenn man ihnen überhaupt das Vorkommen von solchen zubilligen darf. Ich glaube, daß der Beweis dafür nicht erbracht ist. Ich befinde mich in dieser Ansicht in erfreulicher Übereinstimmung mit Doflein, der z. B. in seinem Lehrbuche der Protozoenkunde die allzu freigebige Zuteilung von Chromidien an die verschiedensten Protozoengruppen als nicht genügend begründet erklärt und speziell auch das Vorkommen von angeblichen Chromidien bei *Neosporidien* (z. B. bei *Lymphosporidium* Calkins) mit einem Fragezeichen versieht. Daß der einzellige Bau der *Lymphocystis* den Vergleich mit einer *Henneguya* und überhaupt mit den durch ihre Vielkernigkeit so überaus scharf charakterisierten *Myxosporidien* in keiner Weise rechtfertigt, dünkt mich eine fast überflüssige Bemerkung.

Bestreite ich die allgemeine Anwendbarkeit des Chromidienbegriffes bei den Protozoen, so bin ich noch weniger geneigt, seine Übertragung in die Metazoencytologie zu billigen und kann dementsprechend auch für den Fall, daß meine Beweisführung zugunsten der nicht protozoischen, sondern metazoen-

zelligen Natur der *Lymphocystis* Anerkennung findet, keinen Anlaß finden, im Netzkörper eine chromidiale Struktur anzuerkennen. Ich betrachte den Netzkörper als Centrophormium und diesem muß ich vorläufig den Rang eines besonderen, wenn auch vielleicht nicht ganz allgemein nachgewiesenen Zellorganes zuteilen. Es wegen seiner Färbungsreaktionen mit zahlreichen anderen, zum Teil ganz andersartigen Strukturen in eine große Sammelkategorie der Metazoenchromidien zusammenzuwerfen, halte ich nach wie vor für verfehlt. Das gleiche möchte ich übrigens gewissen Bestrebungen gegenüber betonen, die in vielen nicht ganz definierten Strukturen wieder Glieder der großen Gemeinschaft der „Mitochondrien" erblicken wollen.

13. Der Name „*Lymphocystis*".

Bewährt sich mein Versuch, *Lymphocystis* ihres Charakters als selbständiger Organismus zu entkleiden und sie als eine abnorm veränderte Gewebszelle von *Sargus*, ev. auch von *Pleuronectus* und *Macropodus* zu erweisen, so will ich bei der Streichung dieses Namens keineswegs etwa die Verantwortung für jene mich höchstens scherzhaft anmutende Pedanterie mitübernehmen, welche mit einer einer besseren Sache würdigen Gewissenhaftigkeit solche gestrichene Namen als Synonyme für die bisher angenommenen Wirte des entlarvten Parasiten weiterführen will, unter Berufung auf eine von den betreffenden Autoren gründlich mißverstandene Regel der Nomenklaturkommission, nach welcher eine Gattung auch dann in zulässiger Weise aufgestellt ist, wenn sie auf einen Teil oder ein Produkt eines Organismus gegründet ist. Oder war es wirklich ernstlich nötig, daß etwa Poche die als pathologisch veränderte Zellteile erkannten angeblichen protozoischen Parasiten wie *Neuroryctes* Calkins oder *Karyamoeba* Giglio-Tos nunmehr als Säugetiersynonyme (!) verzeichnet wissen will: folgerichtigerweise müßte z. B. der Name des angeblichen Tollwuterreger *Neuroryctes* als Synonym für alle Säugetiere angewandt werden, bei welchen der entsprechende mikroskopische Befund gemacht worden ist. Und folgerichtigerweise müßte für den Fall des Unglücks, daß *Neuroryctes* etwa auch bei einem der wutempfänglichen Vögel beobachtet worden wäre — was ich nicht weiß und der Mühe des Nachsuchens nicht wert finde — das Synonym auch für diese Vögel gültig sein. Entspricht das der vereinfachenden und erleichternden Tendenz der so heiß umstrittenen Nomenklaturregelfrage? Ich glaube nicht. Man

stelle sich die Lächerlichkeit vor, wenn der gewissenhafte Systematiker gezwungen wäre, die reiche Fülle angeblicher Parasiten, beispielsweise des Menschen, die sich als wirtseigene, teils normale, teils pathologisch veränderte Gewebsbestandteile erwiesen haben (es sei bloß an die „Tumorerreger" wie *Rhopalocephalus* Korotneff, ***Histosporidium*** Feinberg und viele andere erinnert) als Synonyme für ***Homo*** mitzuschleppen. Es genügt völlig, wenn solche Irrtümer in der Geschichte der betreffenden Spezialfrage als lehrreiche Beispiele verzeichnet werden, im System, das doch unter anderem auch so viel wie „Ordnung" bedeutet, ist kein Platz dafür. Und wenn meinen bescheidenen Bemühungen etwa die erhoffte Anerkennung zuteil wird, daß meine hier vertretene Ansicht von der Natur der ***Lymphocystis*** als richtig angenommen wird, möchte ich doch nicht indirekt einer Anzahl wohlbekannter Fischnamen unnötige und sinnlose Konkurrenten verschafft haben, die formell sogar den Anspruch erheben könnten, bei einer aus irgendwelchem Grunde erforderlichen Streichung des jetzigen Namens, als Kandidaten für die Neubenennung aufzutreten.

14. Nachträgliche Bemerkungen anläßlich der Arbeit Weissenberg's.

Weissenberg's Untersuchungen erstreckten sich auf ***Flundern*** aus der Ostsee, sowie auf ***Kaulbarsche*** von Rügen. Es tritt somit hier eine weitere Fischform und zwar aus dem Süßwasser auf den Plan, die von *Lymphocystis* „befallen" ist. Die Beschreibung bezieht sich in erster Linie auf den *Kaulbarsch*. Wie ich findet Weissenberg nur die Haut, jedoch keine inneren Organe ergriffen. Während beim ***Flunder*** Zellen bis 1,5 mm vorkommen, waren die vom frisch gefangenen *Kaulbarsch* höchstens 0,7 mm groß, meist jedoch erheblich kleiner. Im Aquarium konnte an den lebenden Tieren ein Wachstum der kleinen Zellen bis 0,65 mm beobachtet werden. Wir sehen also eine Analogie zu meinem Befund, doch bleiben die größten Zellen von *Sargus* (0,4 mm) noch bedeutend hinter denen vom ***Kaulbarsch*** zurück. Beim ***Flunder*** traten im Kern zahlreiche kleine Nucleolen auf, beim ***Kaulbarsch*** nur ein sehr großer (ebenso meist bei *Sargus*). Die den Netzkörpern entsprechenden Einschlüsse nehmen beim ***Kaulbarsch*** einen viel geringeren Raum ein als beim ***Flunder***. Demgegenüber habe ich den Eindruck, daß mein Material von all den beschriebenen Formen die größten und massigsten Netzkörper aufweist. Wesentlich anders als ich, und wenigstens in den Dimen-

sionen ähnlich wie Awerinzew schildert Weissenberg die **Membran**. Bei 250 μ großen Zellen hat sie bereits einen Durchmesser von 15 μ (am frischen Präparat), sie erscheint stark lichtbrechend, glänzend und schrumpft im konservierten Zustand zu einem einfachen Kontur. Sie wird als wahrscheinlich gallertartig bezeichnet und zeigt isoliert gewisse Elastizitätserscheinungen. Hier liegt also ein ganz anderes Verhalten vor, als es von mir und den anderen Autoren beschrieben wurde. Bei Awerinzew gleichfalls sehr dick, vakuolisiert und mit unregelmäßigen zackigen Vorsprüngen nach innen besetzt, aus einem gestrichelten Grenzsaum entstehend, ist sie mir im frischen Zustand durch keine besondere Dicke aufgefallen, zeigt auch im Schnitte höchstens 5,5 m Dicke, macht von allen Bestandteilen der Zelle vielleicht den Eindruck der geringsten Schrumpfung, ist aber weit entfernt davon, als bloßer Kontur zu erscheinen, ja sie läßt sogar eine komplizierte Zusammensetzung aus zwei wiederum einer gewissen Unterteilung fähigen Lagen nachweisen. Die Übereinstimmung mit der Färbung des kollagenen Bindegewebes findet Weissenberg gleich mir. Er hebt dabei ihre Basophilie hervor.

Die „chromatinhaltigen Plasmaeinschlüsse“ (= Netzkörper) werden in ähnlicher Form gefunden wie bei meinem Objekt, die Untersuchung der Totopräparate wenigstens jüngerer Objekte (120 μ Durchmesser) ergibt deutlich, daß diese Gebilde ein einheitliches großes Netz um den Kern bilden, ähnlich dem apparato reticolare der Ganglienzellen. Die gröberen, durch größere Fenster getrennten Balken sind von feineren Maschen durchbrochen. Ich fand die Verhältnisse bei *Sargus* in Zellen der angegebenen Größe so, daß ich von keiner Analogie mit einem apparato reticolare (zentrale Lage des Kernes!) sprechen, sondern vielmehr auf die völlige Übereinstimmung mit den den Kern ausschließenden Centrophormien oder Zentralkapseln hinweisen konnte. Die Umfassung des Kernes war erst eine Erscheinung vorgerückter Entwicklung. Wie Weissenberg's Beobachtungen an jungen Zellen lehren, ist ja auch in diesen die Lage des Netzkörpers neben dem Kern und nicht um ihn. Die als Basichromatin bezeichnete Netzsubstanz umschließt in ihren Maschenräumen eine oxyphile Substanz, der aber Weissenberg keineswegs, wie es Awerinzew will, den Charakter von Nucleolarsubstanz zusprechen kann. Ich finde mich in diesem Punkte mit dem Berliner Autor in völliger Übereinstimmung, auch bezüglich der Zurückweisung der Awerinzew'schen Angabe, wonach die Grenze zwischen Netz- und Grundsubstanz eine unscharfe

sein und eine Substanz in die andere übergehen soll. Die Degenerationserscheinungen der *Lymphocystis* wurden oft von Weissenberg beobachtet, jedoch nicht näher beschrieben, die Schilderung Awerinzew's von den komplizierten Umwandlungen, der Bildung von Amöboidknospen und Sporen, zurückgewiesen. Ein wesentlicher Vorsprung der Resultate Weissenberg's ist der geglückte Nachweis der Infektiosität durch das Wasser, in welchem sich vorher kranke Fische befunden hatten und in das nachher gesunde eingesetzt worden waren. (Ich konnte diese Infektiosität nur aus der in meinem Aquarium sich entwickelnden deutlichen Epidemie, die aber andere Fischarten verschonte, erschließen.) Nach 10—14 Tagen zeigten die vorher gesunden Tiere junge *Lymphocystis* in den Flossenhäuten und zwar hatten diese jungen Zellen, wenn sie als solche erkennbar waren, bereits einen mittleren Durchmesser von etwa 14 μ. Diese Anfangsgröße übertrifft dasjenige Maß, das bei mir bereits deutlich erkennbare *Lymphocystis* aufweisen, epitheliale (18×8 μ, 9×5 μ) bindegewebige (13×8 μ, 11×11 μ) immerhin beträchtlich. Dieses plötzliche Auftreten erklärt Weissenberg als dadurch bedingt, daß sich Bindegewebszellen durch Abkapselung gegen die Nachbarschaft zu *Lymphocystis*-Zellen umwandeln. Diese jungen Stadien haben nämlich bereits eine deutliche doppelt konturierte Membran. Hiermit stehen meine Beobachtungen im Widerspruch. Eine deutliche, doppelt konturierte Membran entsteht bei *Sargus* erst viel später, die jüngsten Zellen, namentlich gilt das von den epidermoidalen, sind ganz nackt. Die Abkapselung allein ist also sicher nicht das Charakteristikum der jungen *Lymphocystis* und die von Weissenberg in Fig. 3 abgebildete Zelle würde sich auch ohne Membran von ihren unverändert gebliebenen Genossen unterscheiden. So sehr ich also mit Weissenberg darin übereinstimme, daß Bindegewebszellen, und dies oft nesterweise, unter Färbbarkeitszunahme des Plasmas und Anschwellung der Kerne und Nucleolen in die spezifische Umwandlung eintreten und hypertrophieren, die Abkapselung gehört nach meiner Erfahrung nicht zu den primären Symptomen. Da man aber darüber streiten kann, ob ein etwas schärfer ausgeprägter Kontur um eine runde Zelle die Bedeutung einer wirklichen Membran hat oder nicht, will ich auf meine hier ausgeführte negative Beobachtung nicht so viel Gewicht legen. In viel höherem Grade dafür beweisend, daß die Abkapselung kein Frühsymptom des *Lymphocystis*-Prozesses ist, scheint mir der Umstand, daß ich, wie oben S. 207 u. 208 erwähnt, einzelne jugendliche, offenbar

aus Bindegewebszellen entstandene Gebilde von *Lymphocystis*-Charakter antraf, die nicht rund, sondern mit spitzzulaufenden Fortsätzen versehen waren (Fig. 28 u. 29), von denen namentlich die letztere in ihrer Gestalt auffallend an eine Ganglienzelle erinnert, und die einen ganz unzweifelhaft hüllenlosen Eindruck machen. Eine abkapselnde Membran wäre an solchen zipfelförmig ausgezogenen Zellen schwer vorstellbar.

Es können gleichzeitig oder kurz nacheinander große Mengen von Zellen ergriffen werden, eine Vermehrung durch Teilung nimmt Weissenberg ebensowenig wahr, wie es mir möglich gewesen ist. Wenn die Zellen 22 μ groß geworden sind, tritt der Netzkörper zum ersten Male auf. Man beachte, wie ein Teil meiner Befunde mit dieser Angabe übereinstimmt. Auch ich finde, wenigstens bei bindegewebigen *Lymphocystis*, die ersten Netzkörperanlagen in Größen über 20 μ auftreten. Hingegen weisen die epidermoidalen *Lymphocystis*, die Weissenberg nicht kennt, schon gleich zu Beginn den Netzkörper auf. Die Anlage des Netzkörpers ist ein kleines färbbares Körperchen, das von einem hellen Hof umgeben ist und heranwachsend sukzessive die charakteristische Vacuolisation und Durchbrechung erfährt, bis die definitive Bauart erreicht ist. Auch dieser Prozeß spielt sich in meinem Objekt anders ab. Entweder — epitheliale Formen — ist der Netzkörper gleich im Anfang vorhanden und wenn auch scheinbar kompakt, doch niemals ein glatt begrenztes Körnchen wie beim *Kaulbarsch*, meist aber läßt sich der netzige Charakter teilweise erkennen. Bei den bindegewebigen Zellen hingegen tritt der Netzkörper sofort als schalenartige Umhüllung der Sphäre von mehr oder weniger großem Anteil einer Kugelfläche auf und erweist sich sogleich als ein Centrophormium. Hier sei bemerkt, daß jegliche Spur von Sphäre und Zentralkörper, die in meiner Ableitung eine wichtige Rolle spielen, Weissenberg entgangen zu sein scheint. Er hat wohl auch keine besonderen Zentralkörperfärbungen angewendet. Die starken Epithel- und Bindegewebswucherungen im Bereiche der Tumoren werden kurz geschildert. Das gleiche gilt von den Degenerationserscheinungen, von denen namentlich der Zerfall der Netzkörper und das Eindringen der wohl von Awerinzew für Amöboidknospen gehaltenen Phagocyten, sowie die endgültige Auflösung der Zelle registriert werden. Es ist also die *Lymphocystis* nach allem Gesehenen kein Parasit, sondern eine hypertrophierende Bindegewebszelle. Darf ich hier meine Ergebnisse gegenüberstellen, so ist neben der prinzipiellen

Übereinstimmung mein Nachweis der Vielfältigkeit des Ursprungs aus Epidermis-, Bindegewebs- und Knochenzellen hervorzuheben, ferner die wichtige Rolle der Zentralkörper und der Sphäre, der Charakter des Centrophormiums, das ich trotz seiner Färbbarkeit nicht als Chromatin, wenigstens nicht im morphologischen Sinn, bezeichnen kann, die Differenzierung des Entoplasmas aus der Sphäre, die Centroplasmakugeln der reifen Zellen, die ausführliche Untersuchung der Zerfallserscheinungen nebst der Kritik und Erklärung der Awerinzew'schen Bilder und endlich die genaue Feststellung der Reaktion umliegender Gewebe (Epithel und Bindegewebe). Zwingend erscheinen für mich die Infektionsversuche Weissenberg's und besonders erfreulich die völlig überraschende Übereinstimmung der ganz unabhängig bei jedem von uns beiden geführten weiteren Argumentation gegenüber verschiedenen Einwänden, so die Heranziehung vielfach identischer Fälle von Zellhypertrophie und die Annahme eines ultramikroskopischen Erregers, nebst dem Verweis auf andere Krankheiten, die mit großer Sicherheit auf einen solchen schließen lassen. Nach meinen cytologischen Auseinandersetzungen muß ich mich jedoch gegen Weissenberg's Deutung des Netzkörpers als Reaktionsprodukt auf das eingedrungene Virus aussprechen. Er ist als ein typisches Zellorgan, als Centrophormium aufzufassen, das durch die Infektion „aktiviert" wird, in diesem Sinne also meinetwegen auch als eine Art Reaktionsprodukt, aber auf einer präformierten Basis — genau so wie die ganze *Lymphocystis*-Zelle — angesehen werden darf. Die zum Schluß aufgeworfene Frage, ob der Erreger in den *Lymphocystis*-Zellen sitzt, glaube ich durch die Beobachtung bereits beantwortet zu haben, daß sich auffallend oft in der Nähe von degenerierenden Zellen oder von deren Resten Nester junger Stadien, manchmal direkt der Membran ansitzend auffinden lassen, was auf ein Freiwerden des Erregers beim Zerfall der Zelle schließen läßt.

Alles in allem muß festgestellt werden, daß die wertvolle Arbeit Weissenberg's durch die meine gewiß in vielen Beziehungen ergänzt und durch neue Argumente gestützt wird. Die Differenzen dürften zum Teil in nicht ganz erschöpfender Erkenntnis bei Weissenberg (Centrophormium, Sphäre, Zentralkörper) oder in spezifischen Verschiedenheiten, je nach dem Wirtsobjekt — als Beispiel die ganz unerklärlichen Unterschiede der Membranen, zu begründen sein. Vielleicht dürfen wir von Weissenberg, der über eine dauernde

Materialquelle zu verfügen scheint, noch weitere schöne Aufklärungen erwarten, und es würde mir eine Genugtuung sein, durch meine Funde wenigstens die Richtung für weiteres Eingehen angedeutet zu haben.

Für die Entwicklung der Protistenkunde und namentlich der mit ihr zusammenhängenden ätiologischen Forschung wäre es von großem Nutzen gewesen, wenn rechtzeitig die Skeptiker sich in ausgiebiger Weise zum Worte gemeldet hätten. Viel unnützer und wertloser Ballast der Literatur, der einer kritiklosen und vorurteilsvollen Übertreibung bereits gewonnener sicherer Erkenntnisse und ihrer Weiteranwendung um jeden Preis seine Entstehung verdankt, wäre sofort über Bord geworfen und die Maßlosigkeit der pseudoätiologischen Forschung etwas mehr eingeschränkt worden, als es leider tatsächlich der Fall gewesen ist. Wie sehr die Mode, bei unaufgeklärten Krankheitsbildern Protozoen als Erreger zu finden und bekannte Schemata auf den ganzen Prozeß anzuwenden, eine Zeitlang geherrscht hat und noch vielfach herrscht, beweisen viele Fälle, darunter einer, der mir in seiner Groteske stets einen Höhepunkt bedeutet hat: Die nach dem Muster der *Haemosporidien* usw. zurechtgekünstelte Theorie der Carcinomätiologie von Feinberg, die nicht nur ein bestimmtes Sporozoon, sondern natürlich auch einen arthropodischen Zwischenwirt, diesmal die *Cladoceren* und *Copepoden* als ätiologische Momente in Anspruch nahm. Wie bedauernswert ist eine Forschung, die immer glaubt, zu einem bestimmten Ziel nur auf einem ausgetretenen Weg gelangen zu können. Wie schädlich das ist, hat sich im Falle *Lymphocystis* zur Genüge erwiesen: Ein begreifliches, aus der groben Erscheinung der Hauttumoren erklärliches Vorurteil zugunsten der Annahme eines sporozoischen Parasiten wirkt fort in tendenziöser Verkennung des wahren mikroskopischen Sachverhaltes, unterstützt durch das phantastische und hemmungslose Hineindeuten von Vorgängen, wie Chromatin- und Plastinauswanderung, Chromidien- und Sekundärkernbildung, Sporulation usw., von denen einige auch in den Fällen anderer, besser erforschter Objekte in ihrem Tatsachenwert noch recht fraglich und zum mindesten vielfach bestritten sind.

15. Schlußbemerkung.

Ich bin am Schlusse. Es sei mir gestattet, noch eine kurze mehr persönliche Bemerkung anzufügen. Ich war in dieser Arbeit genötigt, einem sehr geschätzten und verdienten russischen Kollegen,

mit dem ich auch persönlich auf die Entfernung hin in einem gewissen, namentlich von seiner Seite liebenswürdig gehaltenen, Verkehr gestanden bin, sachlich sehr energisch entgegenzutreten. Er wird, so hoffe ich, wenn er diese Abhandlung in die Hände bekommt, diese sachliche Gegnerschaft nicht falsch auffassen, selbst dort nicht, wo ich seiner Art der Untersuchung und seinem Forschertemperament gewisse Fehler vorzuwerfen mich genötigt sehe. Ich kann diese Hoffnung und Bitte schon aus dem Grunde nicht unterdrücken, weil ja die jetzige traurige Entzweiung der Völker und Staaten auch die internationale Gemeinschaft der Forscher zerrissen hat, aber trotz allem auf dem Gebiete der reinen uneigennützigen Wahrheitsforschung jeder Schein einer Beeinflussung durch äußere Geschehnisse vermieden werden soll. Es wäre natürlich auch ganz unmöglich gewesen, der an einer Stelle seiner Arbeiten von Awerinzew geäußerten Bitte nach Überlassung ev. vorkommenden *Lymphocystis*-Materials zu willfahren; was dies betrifft, übrigens ganz abgesehen davon, daß die Tatsache unserer völlig divergierenden Ergebnisse und Standpunkte in der Beurteilung unserer Befunde es als dringend geboten erwies, daß ich mein Material selbst in genauere Bearbeitung nahm. Ich gebe die Hoffnung nicht auf, daß uns noch eine Zeit des ungestörten Meinungsaustausches beschieden sein wird, in der neben den weltbewegenden Differenzen auch die der bescheidenen Spezialforschung zum befriedigenden Austrag kommen werden.

Nachtrag.

Als die Revision dieser Arbeit längst erledigt war, wurde ich auf eine in der mir normalerweise nicht zugänglichen Zeitschrift für Fleisch- und Milchhygiene, 27. Jahrg. Heft 16 v. 15. Mai 1917 erschienene Abhandlung von Claussen, Über knötchenförmigen Hautausschlag bei Flundern aufmerksam gemacht, die 5 Tage vor der Publikation meines am 15. Dezember 1916 in der Wiener zoolog.-botan. Gesellschaft gehaltenen Vortrages (s. Literaturverzeichnis, das Heft wurde am 20. Mai 1917 ausgegeben) herauskam. In diesem Aufsatze bringt der Autor einige interessante Details über die Struktur der reifen Cysten und erklärt zum Schluß seine Geneigtheit, in der seiner Ansicht nach noch einer Entscheidung bedürftigen Frage: „Protozoon oder hypertrophierte

Gewebszelle", sich eher auf die Seite von Awerinzew zu stellen Ich kann natürlich nach den von Weissenberg und mir beigebrachten Tatsachen der Ansicht Claussen's, der sich auf die „zahlreichen ähnlichen Befunde bei anderen Fischen" (womit Fälle echter Myxo- und Microsporidien gemeint sind) bezieht, kein entscheidendes Gewicht beilegen.

16. Literaturverzeichnis.

Awerinzew, S., Zur Kenntnis von *Lymphocystis Johnstonei* Woodcock. Zool. Anz. Bd. 31 S. 881 1907.

— Studien über parasitische Protozoen. II. *Lymphocystis Johnstonei* Woodc. und ihr Kernapparat. Archiv f. Protistenkunde Bd. 14 p. 235 1909.

— Studien über parasitische Protozoen. V. Einige Befunde aus der Entwicklungsgeschichte von *Lymphocystis Johnstonei* Woodc. Arch. f. Protistenkunde Bd. 22 p. 179 1911.

Ballowitz, E., Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 56 1900.

— Eine Bemerkung zu dem von Golgi und seinen Schülern beschriebenen „Apparato reticolare" der Ganglien- und Drüsenzellen. Anat. Anz. Bd. 18 1900.

Boveri, Th., Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena 1914.

Doflein, F., Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl. Jena 1916.

Duesberg, J., Plastosomen, „Apparato reticolare interno" und Chromidialapparat. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte XX. Bd. 2. Hälfte p. 567 1911.

Feinberg, L., Die Gewebe und die Ursache der Krebsgeschwülste. Unter Berücksichtigung des Baues der einzelligen tierischen Organismen. Berlin 1903.

— I. Über die feinere Histologie der gutartigen und bösartigen Epithelialgeschwülste. II. Über die Ätiologie der gutartigen und bösartigen Epithelialgeschwülste. Verhandl. d. 22. Kongr. f. innere Medizin p. 480. Wiesbaden 1905.

Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Biol. Centralbl. Bd. 24 1904.

— Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Histologische Untersuchungen an Nematoden. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 21 1904.

— Die Chromidien der Protozoen. Archiv f. Protistenkunde Bd. 5 1905.

Golgi, C., Intorno alla struttura delle cellule nervose. Arch. Ital. di Biologia Bd. 30 1898.

Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.

Heidenhain, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und zum Zellprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43 1894.

— Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz. Bd. 18 1900.

— Plasma und Zelle. I. Lief. Jena 1907.

Hertwig, R., Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella*. Festschrift für K. v. Kupffer. Jena 1899.

— Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morphol. und Physiol. München Bd. 18 p. 77 1909.

— Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23 p. 49 1903.

— Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. Denkschr. d. med.-nat. Ges. Jena. 11. Bd. (Festschrift für E. Haeckel). Jena 1904.

Johnstone, J., Internal parasites and diseased conditions of fishes. Report on the Investigations of the Lancashire Sea-Fisheries Laboratory in: Proc. and Transact. of the Liverpool Biological Society Bd. 19 p. 278 1905.

Joseph, H., *Chloromyxum protei* n. sp. Archiv f. Protistenkunde Bd. 8 1907.

— Die Amoebocyten von *Lumbricus*. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der cellulären Zentren. Arb. a. d. zool. Inst. Wien u. d. zool. Station Triest. Bd. 18 1909.

— Neueres zur Deutung der Krebskrankheit als zellbiologisches Problem. Verh. d. k. k. zool.-boot. Ges. in Wien. Ber. d. zool. Sektion p. (70) 1915.

— Über *Lymphocystis*, einen fraglichen protozoischen Parasiten. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. Ber. d. zool. Sektion p. (64). 1917.

Klaatsch, H., Über die Herkunft der Skleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. Morphol. Jahrb. Bd. 21 1894.

Kolmer, W., Über einige durch Ramon y Cajal's Uran-Silbermethode darstellbare Strukturen und deren Bedeutung. Anat. Anzeiger Bd. 48 p. 506 u. 529. 1915—16.

Kopsch, Fr., Die Darstellung der Binnennetze in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittelst Osmiumsäure. Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Phys.-math. Kl. 1902.

Lowe, Fishes of Norfolk. Transact. Norfolk and Norwich Naturalists society p. 39 1874. (Mir nicht zugänglich.)

Mc Intosh, W. C., Diseases of Fishes. 1. Multiple Tumours in Plaice and commun Floundus. 3d.-Ann. Rep. Scot. Fish. Board for 1884 p. 66.
2. Further remarks on the multiple Tumours of commun Flounders etc. 4th Ann. Rep. Scot. Fish. Board for 1885 p. 214.

Meves, Fr., Über die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verh. d. anat. Ges. 1902.

Mrázek, A., Sporozoenstudien. II. *Glugea lophii* Doflein. Sitz.-Ber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wissensch., Math.-naturw. Kl. Prag 1899.

— Sporozoenstudien. Zur Auffassung der *Myxocystideen*. Archiv f. Protistenkunde Bd. 18 1911.

Pensa, A. (durch Golgi), Demonstration von Präparaten über einen Netzapparat in den Hyalinknorpelzellen. Verh. d. anat. Ges. auf der 15. Vers. zu Bonn p. 205 1901.

Poche, F., Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreiches. Arch. f. Naturgesch. 77. Jahrg. Suppl. 1911.

Sandeman, G., On the multiple Tumours in Plaice and Flounders. 11th Ann. Rep. Scot. Fish. Board for. 1892 p. 391.

Van Bambeke, Ch., Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. II. Elimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de *Scospaena scrofa* L. Archives de Biologie Bd. 13 1895.

Woodcock, H. M., Note on a remarkable Parasite of Plaice and Flounders. Rep. on the Investigations of the Lancashire Sea-Fisheries Laboratory. In: Proc. and Transact. of the Liverpool Biological Society. Bd. 18 p. 143 1904.

Weissenberg, R., Über Microsporidien aus dem Nervensystem von Fischen (*Glugea lophii* Doflein) und die Hypertrophie der befallenen Ganglienzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 78 1911.

— Über infektiöse Zellhypertrophie bei Fischen (*Lymphocystis*-Erkrankung). Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin., Phys.-math. Kl. 1914.

Zschiesche, A., Eizellen in der Haut von Macropoden. Zool. Anz. Bd. 36 p. 294 1910.

17. Tafelerklärung.

Wo kein besonderer Hinweis steht, beziehen sich die in μ angegebenen Dimensionen auf den größten Durchmesser des jeweilig vorliegenden Objektes. Die angewandten Linsen und Vergrößerungsbeträge sind abgekürzt bezeichnet. Es wurden folgende Zeiss'sche Linsen verwendet:

Mikroplanar 2 cm Brennweite, die Apochromate 16 mm, 8 mm, 4 mm, 2 mm (homog. Immersion Apert. 1,40), 1,5 mm Brennweite (homog. Immers.) und die homog. Immersion 1"/7 Ap. 0,9 Brennweite 3,5 mm, sowie die Projektionsokulare 2 und 4. Bei jeder einzelnen Figur ist die Brennweite des verwendeten Objektivs in mm, das Ocular (Oc.) und die zustande gekommene Vergrößerung (V.) angegeben.

Tafel 6.

Fig. 1. Schnitt durch einen an der Basis einer Brustflosse sitzenden Tumor. Man sieht Teile des Basalskeletts der Flosse samt Muskulatur. Der Tumor selbst besteht scheinbar aus einer äußeren Rinde und einem inneren Kern, der bis an die Muskulatur der Schulter reicht und von der Rinde durch eine große Gewebslücke getrennt ist. In Wirklichkeit ist dieser innere Teil bloß das Ende eines zapfenartigen Fortsatzes, der von einer außerhalb der Schnittebene gelegenen Stelle des Tumors in die Tiefe reicht. An der konvexen Tumorfläche vier Stellen mit Degenerations- bzw. Epidermiswucherungserscheinungen. Die oberste entspricht der Fig. 81, die zweite von oben der Fig. 78. Größte Länge dieses Schnittes etwa 5440 μ. Mikroplanar 2 cm V. 21,5 ×.

Fig. 2. Schnitt durch einen Tumor mit reifen Cysten, in denen sich Kerne von einfacherer Gestalt, meist nierenförmige, sowie Netzkörper von meist knollig-lappigem, der unterste links von kugelschalenartigem Typus befinden. Die größte Zelle mißt 320 μ. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 3. Aus einem Schnitt durch eine Schwanzflosse. Ansehnlicher Tumor zwischen zwei Flossenstrahlen. Am linken Rande verdünnte Epidermis, darunter eine im Beginn der Degeneration befindliche Zelle. 16 mm Oc. 2. V. 50 ×.

Fig. 4. Drei basiepidermoidale Jugendstadien, intensiv gefärbt, und zwei mittlere Stadien, das linke mit voll getroffenem Centrophormium, beide von der

Epithelbasis abgehoben, an letzterer ist ihr Negativ ausgeprägt. Beide Zellen schon ganz vom Bindegewebe eingeschlossen. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 5. Eine längere Reihe basiepidermoidaler und eine weit entwickelte (125 μ) Zelle in einer Ausbuchtung der verdünnten Epidermis. Auffallend gestalteter großer Nucleolus. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 6. Zwei basiepidermoidale Zellen in durch die Fixierung nicht gestörter Lage, die linke voll getroffen. Länglicher Netzkörper, Kern basal. Epidermis kleinzellig infiltriert. Die vollgetroffene Zelle mißt 9 μ. 1,5 mm Oc. 2. V. 650 ×.

Fig. 7. Ganz vereinzelté basiepidermoidale Zelle in unveränderter Lage, stark überfärbt, 8—9 μ groß. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 8. Sechs von der Epidermis abgehobene basiepidermoidale Zellen mit Negativabdruck an der Epidermisbasis. Mittlere Zelle 13 × 8 μ. 1,5 mm Oc. 2. 650 ×.

Fig. 9. Runde basiepidermoidale Zelle (8 μ). Centriol und abseits gelegener Netzkörper. Abhebung vom Epithel, Negativabdruck. 2 mm Oc. 4. V. 810 ×.

Fig. 10. Abgehobene basiepidermoidale Zellen von Linsenform, die oberste flach getroffen, daher rund. Linke Zelle 9,5 μ lang. Deutliche Basalmembran der Epidermis. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 11. Runde basiepidermoidale Zelle (12 μ). Granuliertes Plasma, strahlig gestalteter Netzkörper. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 12. Ähnliche Zelle, doch mit homogenem, in der Peripherie klein vacuolisiertem Plasma. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 13. Mesoepidermoidale Zelle, Kern und Netzkörper unscharf eingestellt (9 μ). 1,5 mm Oc. 2. V. 700 ×.

Fig. 14. Jugendliche Zelle im lockeren Bindegewebe, 13 μ lang. Schwach eingebuchteter Kern, Diplosom. 1,5 mm Oc. 2. V. 700 ×.

Fig. 15. Ähnliche Zelle, 11 μ groß. Diplosom nicht scharf eingestellt. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 16. Mittleres Entwicklungsstadium, 22 μ. Sphäre und Centriolgruppe. 2 mm Oc. 4. V. 900 ×.

Fig. 17. Ähnliche Zelle, Sphäre unscharf, ein Centriol sichtbar. 19 μ. 1,5 mm Oc. 4. V. 1300 ×.

Fig. 18. Querschnitt durch einen Schwanzflossenstrahl, in dessen Höhle zwei große Cysten vorspringen. Im lockeren Bindegewebe zwischen den Knochenstücken eine Anzahl zerstreut liegender verschieden großer Jugendstadien, das größte davon in Fig. 19 dargestellt. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 19. Größte Zelle aus vorigem Bild. Tief eingebuchteter Kern, Sphäre und Centriol. Durchmesser der Zelle 27 μ. 1,5 mm Oc. 4. V. 1400 ×.

Fig. 20. Gruppe verschieden großer Zellen mittleren Alters in der Nachbarschaft einer Schuppe (linke Zelle 100 μ, rechte 29 μ). Centrophormien und Sphären, flache Osteoblasten. 3,5 mm Oc. 2. V. 240 ×.

Fig. 21. Die rechte Zelle aus voriger Figur (29 μ). Schalenförmiges Centrophormium, Sphäre, Centriol und Schuppenosteoblasten. 1,5 mm Oc. 2. V. 650 ×.

Fig. 22. 45 μ große Zelle, scharf konturierte Sphäre, Centriol undeutlich eingestellt, sehr kleiner Centrophormiumabschnitt getroffen. Deutliche Anlage der Membran. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 23. Ähnliche Zelle, 35 μ. Kleine durchbrochene Centrophormiumpartie, Membran. 1,5 mm Oc. 2. V. 650 ×.

Fig. 24. 31 μ große Zelle. Ausgedehnteres Stück des Centrophormiums jenseits der Sphäre, in letzterer winziges Diplosom. Membrananlage. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 25. 36 μ große Zelle. Netzartiges Centrophormium, die Sphäre einschließend. Membrananlage. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 26. 40 μ große Zelle, Kern nicht getroffen. Netzartiges Centrophormium, die Sphäre größtenteils umschließend. Diplosom, etwas exzentrisch in der Sphäre gelegen. 1,5 mm Oc. 2. V. 575 ×.

Fig. 27. Eine dreikernige und eine zweikernige Zelle aus dem Bindegewebe, erstere 45 μ groß und zwei Netzkörperstücke enthaltend. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 28. Mit Fortsätzen versehene zweikernige Zelle aus dem Bindegewebe. Größe eines Kernes 10 μ. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 29. Mit Fortsätzen versehene Zelle aus dem Bindegewebe. Sphäre und Centriol. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Tafel 7.

Fig. 30. 73 μ große Zelle (entspricht der kleinen Zelle in Fig. 68 unter der Schuppe links vom mittleren Flossenstrahl). Anschnitt eines typischen, zierlich gitterartig durchbrochenen Centrophormiums. 4 mm Oc. V. 400 ×.

Fig. 31. Zelle von großer Eiähnlichkeit. 68 μ. Kern keimbläschenartig, Centrophormium ihm konkav angelagert. 1,5 mm Oc. 2. V. 650 ×.

Fig. 32. 100 μ große Zelle. Kernmembran gefaltet, Centrophormium nur gegen den Kern eine grobe Unterbrechung aufweisend, darin ein Diplosom (?). Vacuolisierter Nucleolus. Im Plasma einige schollige Verdichtungen. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 33. Gruppe von Zellen (größte davon 70 μ) mit verschieden gegitterten Centrophormien. Darüber flach getroffene Schuppenosteoblastenlage. 3,5 mm Oc.2. V. 250 ×.

Fig. 34. Drei größere Zellen (größte 118 μ) um eine kleine (34 μ) gruppiert. 8 mm Oc. 4. V. 250 ×.

Fig. 35. Drei Zellen im Übergang zur „Reife“. Umwandlung der Sphäre zum Entoplasma. Fragmentierung des Centrophormiums. Rechte Zelle (152 μ) voll getroffen, mittlere durch die Sphäre, linke bloß durch Kern und Netzkörper geschnitten. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 36. Fast „reife“ Zelle (200 μ). Deutliche Strukturdifferenz zwischen Ecto- und Entoplasma. Diskontinuierliche Verteilung des letzteren und des Netzkörpers. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 37. Reife Zelle (350 μ). Ursprüngliche Anordnung der Zellbestandteile noch deutlich erkennbar. In der Mitte eine Centroplasmakugel. 4 mm Oc. 2 V. 200 ×.

Fig. 38. Reife Zelle, 224 × 268 μ. Kern gefaltet, eingeschnürt und hufeisenförmig gebogen, ins Entoplasma vorgedrängt. In letzterem „Schollen“. Netzkörper in kleinen zusammenhängenden Teilen kontinuierlich rings angeordnet. 3,5 mm Oc. 2. V. 220 ×.

Fig. 39. Reife Zelle, 225 μ. Kern und Netzkörper ähnlich wie in voriger Figur. 4 mm Oc. 4. V. 400 ×.

Fig. 40. Sektor einer reifen Zelle. Schichtung der Membran. Netzkörperfragmente, Ecto- und Entoplasma. 2 mm Oc. 4. V. 900 ×.



Fig. 41. Segment einer reifen Zelle. **Membran, Ecto- und Entoplasma. Netzkörper.** 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 42. Reife Zelle. 213 μ. Infolge teilweisen Tangentialschnittes scheinbar durch das Entoplasma ziehende Ectoplasmastränge. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 43. Tangentialschnitt durch vorspringende Ectoplasmaleisten. Kern und Netzkörper stark gelappt. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 44. Zwei Zellen mit abweichender Verteilung von Ento- und Ectoplasma, jedes der beiden in einer Hälfte konzentriert. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 45. Sektor einer großen Zelle. Mehrschichtige Membran, gelappter Kern, gefaltete Kernmembran. großer Nucleolus (28 μ lang), strahlig strukturiertes Kerngerüst. Ectoplasma schmal mit kleinen Netzkörperstücken, im Entoplasma Schollen. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Tafel 8.

Fig. 46. Zwei Zellen (größere 168 μ) mit beginnender Schollenbildung und Zerlegung des Netzkörpers. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 47. Stärkere Schollenbildung in einer 227 μ großen Zelle. Zackige Netzkörperfragmente. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 48. Zelle (93 m) mit vermutlich vorzeitiger Degeneration. Dickwandiger, schwammig durchbrochener Netzkörper. 1,5 mm Oc. 2. V. 580 ×.

Fig. 49. Teile dreier aneinander stoßender reifer Zellen. Membranstruktur. Membran 4 μ dick. 1,5 mm Oc. 2. V. 640 ×.

Fig. 50. Segment einer großen Zelle. Zweischichtige Membran, innere Schicht alveolär. Dicke der Membran etwa 2,5 μ. 1,5 mm Oc. 2. V. 640 ×.

Fig. 51. Flachschnitt durch die Membran. Von außen nach innen: Querschnitt der stäbchen- oder körnchenartigen Elemente der Außenzone, dann in schmalem Ring die polygonalen Maschen der alveolären Zone, innen ein Feld körnigen Ectoplasmas. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 52. Senkrechter Schnitt durch die Membran. Stäbchen- oder Körnchenschicht und Alveolarschicht. Gesamtdicke 5,5 μ. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 53. Stück eines Kernes aus einer sehr großen Zelle; namentlich links starke Fältelung der Membran. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 54. Seitlicher Anschnitt eines Kernes mit fingerartigen Vorsprüngen, in denen je ein kleiner Nucleolus liegt. Zwei davon (links) abgeschnitten und daher kleine isolierte Kerne vortäuschend, einer (rechts) den Zusammenhang mit dem Kern zeigend. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 55. 384 μ große Zelle aus dem Tumor der Fig. 2. Nur ganz kleine Bruchteile des Netzkörpers getroffen. Links von der Mitte eine „Centroplasmakugel". 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 56. Die Centroplasmakugel aus voriger Figur. 9 μ lang. Im Inneren eine diplosomartige Struktur, links ein knospenartiger Vorsprung. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 57. Knospende (?) Centroplasmakugeln, circa 13 μ groß. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 58. 327 μ große Zelle, drei von den zahlreichen Centroplasmakugeln im Schnitt enthalten. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 59. Deutliche Strahlung um einige im Schnitte durch eine 300 μ große Zelle getroffene Centroplasmakugeln. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 60. Kettenförmige Gruppierung (Knospung?) von Centroplasmakugeln, einige davon mit Vacuolen. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 61. Eine Kette von Centroplasmakugeln, Länge 38 μ. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 62. Flachschnitt durch die Netzkörperzone einer großen Zelle; grobe Netzkörperstruktur. 4 mm Oc. 4. V. 400 ×.

Fig. 63 und 64. Beispiele fein strukturierter Netzkörper. 2 mm Oc. 2. V. 450 ×.

Fig. 65. In der rechten Zelle (170 μ) oben eine Körnergruppe (Zerfall einer Netzkörperpartie?). 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 66. Defekt in einem Flossenstrahlknochen infolge Einlagerung junger *Lymphocystis*. Rechts Narbe nach einer degenerierten Zelle. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 67. Eine mittelgroße Zelle, die eine andere eingeschlossen hält. Gesamtdurchmesser 114 μ. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Tafel 9.

Fig. 68. Aus einem Schnitt durch eine von *Lymphocystis* befallene Rückenflosse. Rechts normale Verhältnisse, links größere und kleinere *Lymphocystis*. Epidermiszapfenbildung und Verlagerung der Schuppen. (Vgl. Fig. 30 Tafel II.) 16 mm Oc. 2. V. 50 ×.

Fig. 69. Eine Schuppe mit verdickter Osteoblastenschicht; die Osteoblasten vergrößert und namentlich die äußeren gegen die Epidermis zu (links) in junge *Lymphocystis* umgewandelt. Die größte der letzteren mißt 10 μ. 2 mm Oc. 2. V. 450 ×.

Fig. 70. Schuppe mit sukzessiver Umwandlung der Osteoblasten in junge *Lymphocystis* (von oben nach unten fortschreitend). Vom oberen Rand ragt ein Epidermiszapfen herein. Größte *Lymphocystis* 23 μ. 1,5 mm Oc. 2. V. 600 ×.

Fig. 71. Epidermiszapfen (von links her) und Schuppe (rechts) mit basiepidermoidalen *Lymphocystis* und hypertrophierenden Osteoblasten. 3,5 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 72. Eine in Degeneration befindliche Zelle (355 μ) von Granulationsgewebe umgeben, darunter eine Gruppe jugendlicher Zellen. 8 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 73. Große degenerierende Zelle (280 μ). 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 74. Zwei degenerierende *Lymphocystis* mit kollabierten Membranen. In der linken noch ein großer Plasmarest, die rechte Membran fast leer. Zwischen beiden ein Jugendstadium. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 75. Eigentümliche Degenerationsform mit Bildung zahlreicher stark färbbarer Schollen. 335 μ. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 76. Ähnlicher Zustand (280 μ). Schollen durch Eisenhämotoxylin sehr dunkel gefärbt. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 77. Degenerierende *Lymphocystis* mit eröffneter Membran (unten), durch die ein Infiltrat eingedrungen ist. Oben noch ein *Lymphocystis*-Rest, in der Mitte Detritus. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 78. Zahlreiche Epidermiszapfen in leere *Lymphocystis*-Membranen eindringend. (Detailbild aus Fig. 1.) 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 79. Leere Membran mit durch eine Öffnung (links) eingedrungener lockerer Bindegewebsmasse. (142 μ.) 4 mm Oc. 2. V. 225 ×.



Fig. 80. Kleinzellig infiltrierte Epidermis, zwei leere *Lymphocystis*-Membranen durch eine flache und eine hornförmige Zapfenbildung ausfüllend. Rechts unten eine mit Granulationsgewebe ausgefüllte Membran. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 81. Detailbild aus Fig. 1. Vier von teilweise zusammenhängenden Epidermispfröpfen ausgefüllte *Lymphocystis*-Membranen. 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 82. Drei membranausfüllende Epidermiswucherungen mit gemeinsamem Stiel aus der Epidermis entspringend. Im Stiel starke Ausbildung von „Epithelfasern". Links unten eine solide Epidermismasse in einer Membran mit perlkugelartigem Zentrum. Darüber eine andere Epidermismasse, die aber hohl ist (vgl. Fig. 87 Tafel V). 8 mm Oc. 2. V. 100 ×.

Fig. 83. Gestielte Epidermiswucherung mit kleiner von abgeplatteten Zellen begrenzter Höhle. Zwischen der Epidermismasse und der *Lymphocystis*-Membran Lücken (Schrumpfung ?), in welchen einige Bindegewebszellen liegen. Längster Durchmesser der Epithelmasse 173 μ. Höhlendurchmesser 23 μ. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 84. Solider Epidermiszapfen in Membran. Deutliche Differenzierung der basalen Epidermisschicht auf der Membraninnenfläche. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Tafel 10.

Fig. 85. Stark geknitterte leere Membran, umgeben von Epidermiszapfen und teilweise erfüllt von Epidermiswucherung. Außen an der Membran junge *Lymphocystis*. 4 mm Oc. 4. V. 450 ×.

Fig. 86. Flaschenartig geformte Membran, im Grunde von Granulationsgewebe, im oberen Teil von Epidermiswucherung erfüllt, von der das Granulationsgewebe teilweise umfaßt wird. In letzterem mehrere junge *Lymphocystis*. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 87. Epithelcyste mit Detritusinhalt. (Detailbild eines Nachbarschnittes von Fig. 82 Tafel IV.) 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 88. Gestielte Epidermiscyste in Membran. 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Fig. 89. Plattgedrückte, mit Granulationsgewebe erfüllte Membran, aus deren Zentrum ein Pilzmycel in die Nachbarschaft wuchert. Unten stark infiltrierte Epidermis, die mit dem die Membran umgebenden Narbengewebe dicht verbunden ist. 3,5 mm Oc. 2. V. 250 ×.

Fig. 90. Das gleiche Objekt. Unten Tangentialschnitt durch die Cyste aus Fig. 89 mit einem (links) aussprossenden verzweigten Mycelfaden. Darüber eine große im Beginn der Degeneration befindliche *Lymphocystis*, in welche Pilzfäden eingedrungen sind. (Zwei Stücke links neben der Mitte, zwei Schiefschnitte am rechten unteren Plasmarand und zwei Querschnitte ganz unten innerhalb der Membran sichtbar.) 4 mm Oc. 2. V. 200 ×.

Kleinere Mitteilungen.

Über neue *Prorocentrum*- und *Exuviella*-Arten aus der Adria.

Von
Jos. Schiller (Wien).

(Mit einer Kartenskizze und 12 Textfiguren).

Die Peridineen des adriatischen Meeres sind in den letzten Jahren Gegenstand besonderer Studien gewesen (H. Broch)[1]) oder sind im Anschlusse an planktonische Untersuchungen der Adria berücksichtigt worden. Diese Studien erwiesen sich als sehr nützlich bei den Planktonuntersuchungen in der Adria während der Kreuzungen S. M. S. Najade 1911-1914. Die Adria war bislang noch niemals in ihrer Gänze einer allgemeinen Untersuchung unterzogen worden. Es durfte daher mit neuen Funden gerechnet werden, dies um so mehr, als die neuen Methoden des Filtrierens und Zentrifugierens ausgiebig zur Anwendung kamen, die neben den altbewährten Netzfängen die Methodik in erfolgreicher Weise ergänzten.

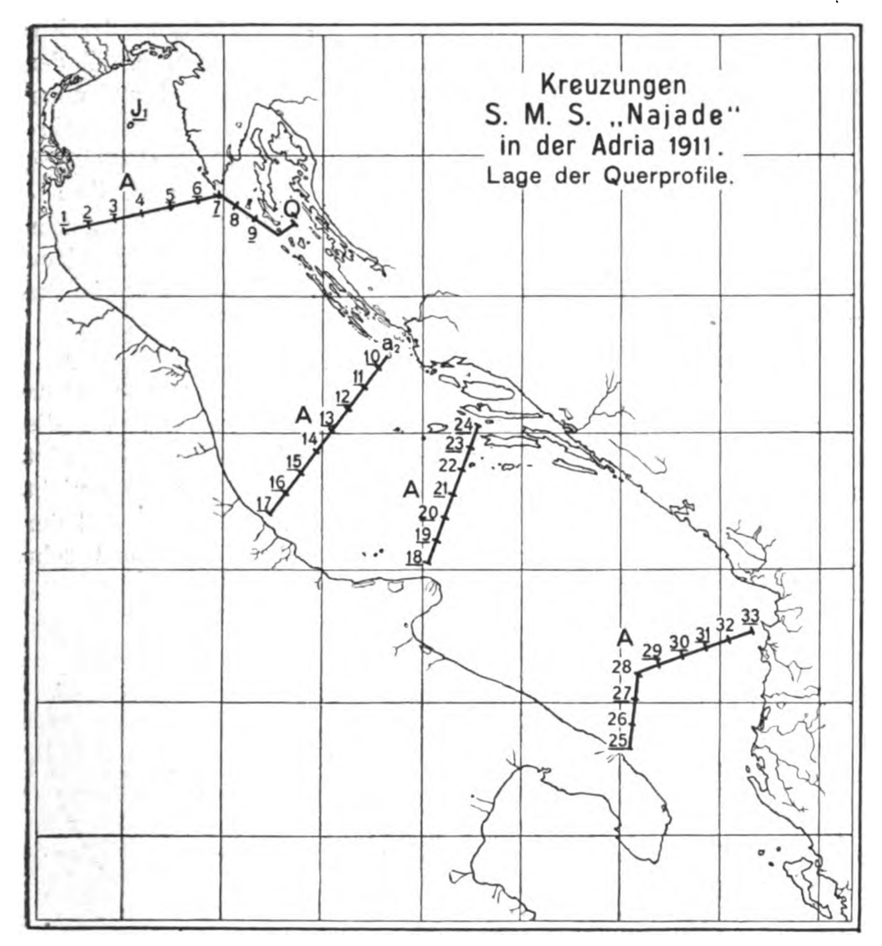
Es zeigte sich bald, daß zahlreiche Gattungen der Protophyten, die bisher überhaupt als artenarm galten, in dem zwar kleinen, aber durch die Verschiedenheit der physikalischen Verhältnisse ausgezeich-

[1]) Broch H: Die *Peridinium*-Arten des Nordhafens (Val di Bora) bei Rovigno im Jahre 1909. Archiv f. Protistenk. (Bd. 20 S. 176, 1910).



neten Wasserbecken des adriatischen Meeres über alle Erwartung artenreich gefunden wurden.

Die Gattung *Prorocentrum* erschien bisher in der Literatur mit 7 Arten. Fast ebensoviele neue Arten kommen nun aus der Adria hinzu, deren Erbeutung wir der Zentrifuge verdanken. Ähnliches gilt für *Exuviella*.



Da mehrere dieser neuen Arten durch ganz neue Merkmale von den bisher bekannten Arten sich abheben und gerade die Desmomonadineen durch die Arbeiten Pascher's [1]) erhöhtes Interesse beanspruchen, sollen sie schon jetzt, bevor noch meine Gesamtbearbeitung des adriatischen Phytoplanktons erscheinen kann, veröffentlicht werden.

[1]) Über Flagellaten und Algen. Ber. d. d. bot. Ges. (Bd. XXXII. Heft 2).

Prorocentrum.

Aus dem adriatischen Meere sind bisher 3 Arten der Gattung *Prorocentrum* bekannt, nämlich *Prorocentrum dentatum*, *P. micans* und *P. scutellum*. Ich fand bisher 6 neue Arten.

Prorocentrum triestinum spec. nov. (Fig. 1).

P. triestinum besitzt eine seitlich stark zusammengedrückte Schale, die in Seitenansicht schief, am breitesten knapp unterhalb der Mitte ist. Die eine stärker gebogene Schale trägt apikal auf einer Erhebung abseits der Mitte einen kurzen soliden Stachel ohne wahrnehmbaren Flügel und daneben liegt die etwas eingesenkte Geißelpore. Nach hinten verläuft die den Stachel tragende Schale spitz, die andere unbewehrte ist stumpf abgeschnitten. Die Schalen besitzen sehr feine, im Wasser schwer wahrnehmbare Poren. In dem grobmaschigen Plasma liegen 1—2 braungelbe Chromataphoren. Nicht selten ist die Zelle auch farblos.

Die Länge der Zellen beträgt 18—22 μ, die Breite 6—11 μ.

Diese Art zeigt entschieden viel Ähnlichkeit mit *P. micans*. Doch ist eine Verwechslung nicht möglich, da *P. tristinum* stets um die Hälfte kleiner ist, der Stachel weit auf die Seite gerückt erscheint und einer zahnartigen Erhebung aufsitzt. Die Geißelpore liegt nicht in der Mitte wie bei *P. micans*, sondern stark seitlich, so daß der dem Stachel gegenüberliegende Vorderteil stark gebogen und sehr groß ist.

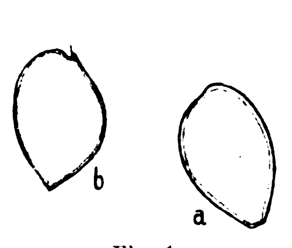


Fig. 1.

Fig. 1. *Prorocentrum triestinum* spec. nov. Rechte u. linke Schale a, b. Triester Hafen 1912, Vergr. 1000×.

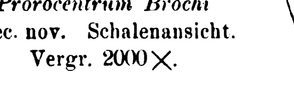


Fig. 2. *Prorocentrum Brochi* spec. nov. Schalenansicht. Vergr. 2000×.

Fig. 2.

P. triestinum war mir seit langem aus dem Triester Hafen bekannt. In dem Sacchetta genannten Bootshafen tritt diese Art besonders in der wärmeren Jahreszeit oft massenhaft von Juli bis Oktober auf. Hier fanden sich auch neben Individuen mit schwach gelblichbraunen Farbstoffkörpern völlig farblose. In diesen Hafenteil münden

zahlreiche Kloaken der Stadt, das Wasser ist überreich an organischen Beimengungen nnd Stickstoffverbindungen.

Die Art kommt in der übrigen Adria meist nur vereinzelt bis zu 75 m Tiefe vor. Einige Male konnte auch ein schwarmweises Auftreten beobachtet werden.

Prorocentrum Brochi spec. nov. (Fig. 2).

Die wie überall bei dieser Gattung seitlich zusammengedrückte Zelle besitzt Schalen, deren Seitenkonturen annähernd gleich gebogen sind. Nur um ein Geringes ist die auf der Seite des Stachels gelegene Seitenlinie meist weniger gewölbt. Die Geißelpore liegt hier nahe der Mitte und wird hoch von den stark nach vorn gewölbten Schalenteilen überragt, welche dem kurzen sehr feinen nahezu flügellosen Stachel seitlich gegenüber liegen. Rückwärts sind die Schalen abgerundet oder abgestumpft. Wenige aber dafür sehr große Poren durchsetzen die bisweilen sehr dicken Schalen. Ein gelbbrauner Chromatophor.

Die Länge der Zellen beträgt 22—24 μ, die Breite 12—14 μ.

Diese von *P. triestinum* und *P. micans* durch die Gestalt des Vorderkörpers unterscheidbare Art bevölkert das ganze Jahr hindurch nahe der Oberfläche das Adriawasser, doch tritt sie niemals zahlreicher auf als die oben beschriebene Art.

Prorocentrum rotundatum spec. nov. (Fig. 3).

Zellkörper seitlich wenig zusammengedrückt, der Umriß der Seitenansicht annährend kreisförmig bis oval. Der solide Stachel

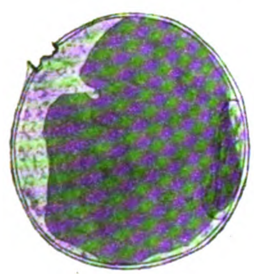


Fig. 3.

Fig. 3. *Prorocentrum rotundatum* spec. nov. Seitwärts der Kern sichtbar. Vergr. 2000×.

Fig. 4. *Prorocentrum cornutum* spec. nov. K = Kern, Vergr. 2000×.

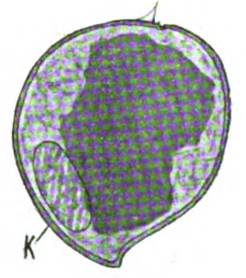


Fig. 4.

trägt eine Membran. Zwischen Pore und Stachel eine höckerige Erhebung. Das Plasma ist feinkörnig und beherbergt einen großen gelappten gelben bis gelbbraunen Chromatophor, der an seiner Randfläche bisweilen dunkelbraune Streifen aufweist. Der Kern, meist

nahe dem Hinterende gelegen, läßt die Kernstreifung deutlich erkennen. Von den zwei Geißeln ist meist wenigstens die eine auch an konservierten Individuen erhalten, und eng geschlängelt. Am lebenden sieht man rasch gegen die Spitze laufende Wellenlinien.

Die Breite der Zelle mißt 16—21 μ, die Länge 16—24 μ.

Die besprochene Art tritt besonders in der kalten Jahreszeit auf und wurde im Küstenwasser der italienischen Küste am häufigsten angetroffen.

Prorocentrum cornutum spec. nov. (Fig. 4).

Die Zelle besitzt stark gekrümmte Seitenkonturen und endet rückwärts in eine Art Horn. Vorne ist sie nahezu kreisrund, zeigt bei der Geißelpore eine unbedeutende Einkerbung und neben dieser einen zarten dünnen Zahn mit hyalinem Flügel. Der stark gelappte Chromatophor zeigt gelbbraune Färbung.

Größen: 16 μ lang, 14 μ breit.

Der hornartige Fortsatz rückwärts charakterisiert die Art gut und macht sie leicht unterscheidbar von den übrigen Arten. Im zeitlichen Auftreten stimmt sie mit der vorangehenden Art überein, ist jedoch viel seltener.

Prorocentrum nanum spec. nov. (Fig. 5).

Die seitlich stark zusammengedrückte Zelle besitzt sehr stark gekrümmte, auf der einen Seite fast eckige Seitenkonturen. Am

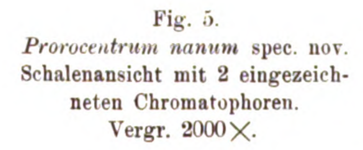


Fig. 5. *Prorocentrum nanum* spec. nov. Schalenansicht mit 2 eingezeichneten Chromatophoren. Vergr. 2000×.

Fig. 6. *Prorocentrum adriaticum* spec. nov. Linke Schalenansicht. Vergr. 2100×.

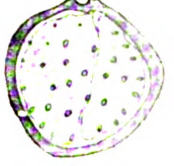


Fig. 5.



Fig. 6.

Vorderende erheben sich beiderseits der Geißelpore unregelmäßige Höcker, von denen der eine fast immer einen kurzen Stachel trägt. Rückwärts sind die Schalen abgerundet oder rundlich eckig. Spär-

liche aber große Poren durchsetzen die Schalen. Ein, nicht selten zwei gelbliche Chromatophoren. In Länge und Breite mißt die Art etwa 10 μ.

Es ist die kleinste bis jetzt gefundene *Prorocentrum*-Art, deren Länge und Breite nahezu gleich groß ist und 14 μ beträgt. In der warmen Jahreszeit trat die Art 1912 im adriatischen Meere spärlich auf.

Prorocentrum adriaticum spec. nov. (Fig. 6).

Die langgestreckte Zelle ist auf der Seite des Stachels schwach konvex gekrümmt, die gegenüberliegende Kontur der Schale ist nur im obersten Drittel konvex gekrümmt, verläuft dann gerade oder schwach konkav bis zur Einkerbung. Diese Einkerbung kommt beiden Schalen zu und liegt nahe dem in eine feine Spitze auslaufenden Hinterende. Das Vorderende trägt einen stark seitlich angesetzten Stachel mit undeutlichem Flügel. Die Schalen sind von sehr feinen, regelmäßigen in Längsreihen angeordneten Poren durchbrochen.

Die Länge beträgt 20 μ, die Breite 6 μ.

Diese schöne, neue Art ist an einem bei dieser Gattung bisher unbekanntem Merkmale, der seitlichen Einkerbung der Schalen, unter den anderen Arten sofort zu erkennen. Ihr Inhalt ist sehr zart, scheinbar immer ungefärbt. Dies ließ sich noch nicht entscheiden, da sie sehr spärlich vorkommt. Auch ist sie eine Tiefenform, die zwischen 75 und 150 m Tiefe im Herbste lebt.

Prorocentrum scutellum Schröder (Fig. 7 a, b).[1]

Diese von Schröder zuerst im Golfe von Neapel, später auch in der Adria beobachtete Art ist in der ganzen Adria häufig. Ich bringe von dieser noch wenig bekannten Art zunächst die Abbildungen der beiden Schalen (Fig. 7 a, b). Ich fand, daß die schief herzförmige Zelle am Vorderende meist flach vertieft ist, daß ein mit hyalinem Flügel versehener Stachel stets da ist. Ferner konnte festgestellt werden, daß die stacheltragende Schalenhälfte beim Stachel flach halbzylindrisch durchbrochen und meist dicker als die andere ist. Der Panzer ist mit zahlreichen feineren und gröberen Poren durchbrochen, die manchmal unregelmäßig, bisweilen auch reihenförmig angeordnet erscheinen.

Der gelbliche Chromatophor zerfällt nicht selten in zahlreiche kleinere Stücke. Der Kern ist hufeisenförmig und läßt die Chromo-

[1] Das Phytoplankton des Golfes von Neapel. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel Bd. 14 p. 14. Taf. I Fig, 12.



somen meist vorzüglich erkennen. Die von Schröder angegebenen Maße konnten bestätigt werden. Doch fand ich nicht selten auch weit größere Exemplare.

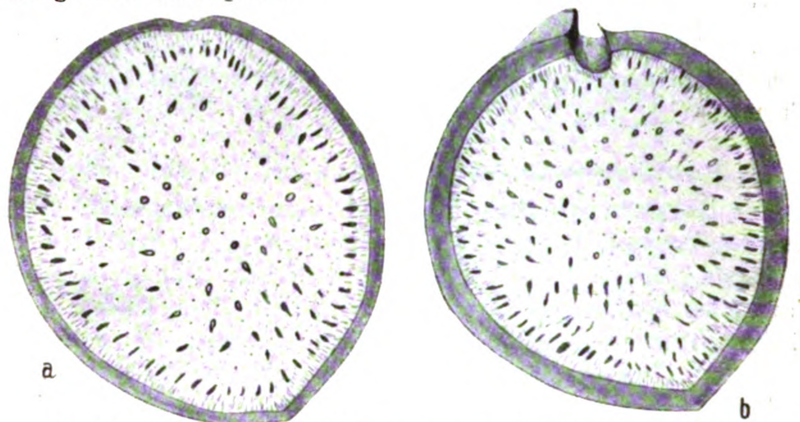


Fig. 7. *Prorocentrum scutellum* spec. nov. Rechte Schale a, linke b. Vergr. 1200×.

Prorocentrum sphaeroideum spec. nov. (Fig. 8).

Umriß der Zelle nahezu kreisrund. Schalen dick. Vorne am tief eingesenktem Geißelspalte auf einem Schalenvorsprunge ein solider Stachel, an dem keine Membran wahrnehmbar war. Die Oberfläche

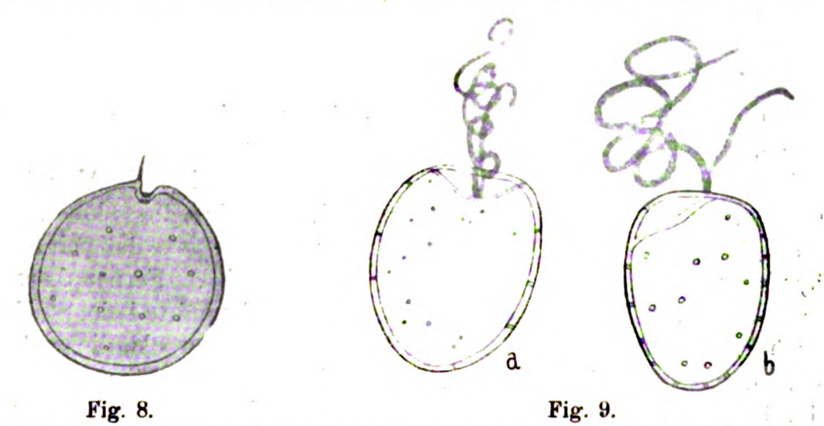


Fig. 8. *Prorocentrum sphaeroideum* spec. nov. Schalenansicht. Vergr. 2000×.
Fig. 9. *Exuviella ovum* spec. nov. Geißeln bandförmig. Vergr. 2000×.

der Schalen mit nur wenigen, aber großen Poren versehen. Zellinhalt mit einem oder zwei gelbbraunen Chromatophoren, die bisweilen nahezu farblos erscheinen.

Länge 13 μ, Breite 13 μ.

Vorkommen im Sommer spärlich und zerstreut in 50—75 m tiefem Wasser.

Exuviella.

Die Gattung *Exuviella* kann um vier neue adriatische Arten bereichert werden.

Exuviella ovum spec. nov. (Fig. 9).

Die seitlich schwach zusammengedrückte Zelle erscheint in der Seitenansicht oval. Am Vorderende weichen die beiden Schalen spaltenförmig auseinander. Daraus treten zwei ungleich lange, bandförmige Geiseln hervor. Die Schalen sind vorne abgeflacht, rückwärts abgerundet und werden von zerstreuten Poren durchsetzt. Die beiden Chromatophoren hell gelbbraun.

Die Länge beträgt 14 μ, die Breite 10 μ.

In der nördlichen Adria kommt *E. ovum* an der Oberfläche bis zu 25 m Tiefe von Mai bis September spärlich vor.

Exuviella cincta spec. nov. (Fig. 10).

Umriß der Zelle in Seitenansicht oval, nach hinten etwas verschmälert. Knapp hinter der Mitte gegen rückwärts eine schiefe,

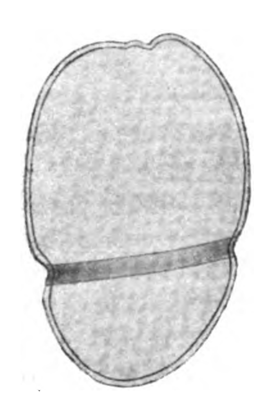


Fig. 10.

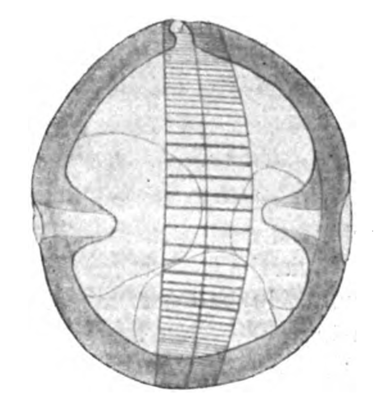


Fig. 11.

Fig. 10. *Exuviella cincta* spec. nov. Vergr. 1200×.
Fig. 11. *Exuviella bisimpressa spec. nov.* Vergr. 2000×.

ringförmige seichte Furche. Die Schale porenlos oder mit nur sehr engen feinen Poren durchsetzt. Zwei gelbe Chromatophoren.

Länge 32—36 μ, Breite 21—23 μ.

Die schief laufende Ringfurche stellt in der Gattung *Exuviella*

ein eben so neues Merkmal dar, wie die ringförmige Einkerbung bei *Prorocentrum adriaticum* in der Gattung *Prorocentrum*. So interessant auch diese Bildungen in ihrer Ähnlichkeit mit der Querfurche der Peridineen sind, so gewagt wäre es, entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge annehmen zu wollen.

Exuviella cincta tritt im Frühjahr und Sommer in der mittleren und südlichen Adria in Tiefen von 25 bis 50 m auf. Sie findet sich spärlich.

Exuviella bisimpressa spec. nov. (Fig. 11).

Die ovale mit dicker Schale versehene Zelle ist seitlich wenig zusammengedrückt. Die beiden Schalen zeigen in ihrer Mitte an genau gegenüberliegenden Stellen je eine tiefe Einbuchtung. Durchbohrung konnte hier nicht sicher festgestellt werden, es scheint doch wohl eine Pore vorhanden. Die Exemplare zeigen vielfach an den Schalenrändern breite Zuwachsstreifen. Die Geißelpore stellt eine gewundene Röhre dar, deren Öffnung seitwärts gerichtet ist. Drei gelbbraune Chromatophoren. Plasma grobmaschig.

Die Länge beträgt 22—27 μ, die Breite 18—21 μ.

E. bisimpressa ist eine so wohl charakterisierte Art, daß ihre Unterscheidung keine Schwierigkeiten macht. Interesse beansprucht die gewundene Geißelpore, weil dadurch ein mehr seitliches Schwingen der beiden Geißeln an sich schon bedingt ist.

In der Adria und im Golfe von Neapel gefunden.

Exuviella apora spec. nov. (Fig. 12 a, b).

Umriß der Zelle oval, bis länglich oval, seitlich zusammengedrückt, die Schalen symmetrisch, porenlos. Die eine Schale mit einer Einkerbung beim Geißelspalte. Zwei braungelbe Chromatophoren. Zellinhalt sehr dicht.

Länge 30—32 μ, Breite 21—26 μ.

Diese Art tritt in der warmen Jahreszeit von der Oberfläche bis zu 75 m Tiefe zerstreut auf, ohne irgendwo größere Volkstärke zu erreichen.

Die geographische und jahreszeitliche Verteilung der in der Adria lebenden Arten der beiden Gattungen gebe ich auf Grund der Zählung der Zentrifugenfänge, die Individuenzahl auf den Liter berechnet, in den nachfolgenden drei Tabellen und in der Kartenskizze des adriatischen Meeres. Iu dieser sind die abgefahrenen Querprofile mit den Stationen eingetragen.

Während der Februar-März-Fahrt 1914 traten 5 *Prorocentrum-* und 2 *Exuviella-*Arten auf. Unter diesen erreichte nur *Prorocentrum rotundatum* eine ansehnliche Volkstärke. In seinem Verbreitungsbilde zeigt es seine Abhängigkeit vom kalten und mehr oder wenigen ausgesüßtem Wasser. Daher sein massenhaftes Vorkommen im Triester Golfe und italienischen Küstenwasser, auf dem ganzen Profil Ravenna-Quarnero. Ähnliche Lebensbedingungen finden sich erst wieder auf ganz beschränktem Raume bei Sebenico, wo die Kerka ihr Wasser dem Meere zuführt, in den Bocche di Cattaro und in beschränkterem Maße auch an der albanischen Küste, wo die Art überall gefunden wurde. *Prorocentrum micans* ist nach den Netzfängen verbreiteter als dies aus den Zentrifugenfängen allein ersichtlich ist. Die Art gehört ihrer Größe nach doch mehr zum Netzplankton.

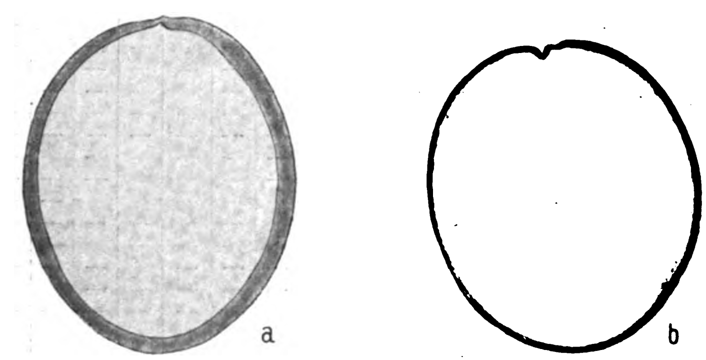


Fig. 12a u. b. *Exuviella apora* spec. nov. Vergr. 1200×.

Während der Mai-Juni-(Frühjahrs)-Kreuzung und der August-September-(Sommer)-Kreuzung 1912 traten die beiden Gattungen mit zusammen 9 Arten auf, nämlich *Prorocentrum* im Frühjahr mit 5, im Sommer mit 6 Arten. Im Frühjahr 1912 wiesen nur *Exuviella compressa* und *E. apora* eine ziemlich gleichmäßige Verteilung in der ganzen Adria auf, im Sommer desselben Jahres gilt dies für keine einzige Art.

Aus den Tabellen ist weiter ersichtlich, daß die meisten Formen der beiden Gattungen das Küstenwasser bevorzugen und daß sie auf die obersten Wasserschichten beschränkt sind. Nur zwei Arten, *Exuviella bisimpressa* und *Pr. adriaticum*, wurden bislang aus Tiefen unter 100 m erbeutet.

Prorocentrum micans, Pr. scutellum und *Pr. triestinum* sind typisch euryhaline und euryterme Arten, die alle in nur 6‰ Salzwasser zu leben imstande sind, darin sogar eine Massenvegetation zu entwickeln

vermögen. Insbesondere möchte ich über *Pr. triestinum* noch berichten, daß es im Faulwasser des Triester Hafens gelbliche Wölkchen im August und September 1912 bildete, die nur aus der Art bestanden, oder noch *Chlamydomonas* und *Euglenen* enthielten, wobei die oft großen wolkenartigen Ansammlungen einen gelbgrünlichen Farbton aufwiesen.

XII. Najade-Kreuzung. 16. Februar bis 9. März 1912 Station	Tiefe m	Prorocentrum micans	Pr. scutellum	Pr. rotundatum	Pr. Brochi	Pr. triestinum	Pr. dentatum	Pr. cornutum	Pr. nanum	Pr. sphaeroideum	Exuviella compressa	Ex. ovum	Ex. cincta	Ex. bisimpressa	Ex. apora	Ex. baltica
J 1	0	—	—	3840	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	20	176	—	2404	—	—	—	—	—	—	176	—	—	—	—	—
A 1	0	600	—	4200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	15-20	160	—	1440	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 3	0	—	—	1600	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	20	—	—	800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	40	—	—	420	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 5	0	—	—	160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	20	—	—	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	40	—	—	320	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 7	40	—	—	286	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q 1	0	—	—	400	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q 2	50	—	—	400	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 10	20	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 12	0	—	—	—	160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 17	0	—	—	—	—	—	—	230	—	—	—	—	—	—	—	—
—	40	—	—	6400	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 20	0	—	320	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	20	—	160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 23	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	160
A 25	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—
A 26	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	160	—	—	—	—	—
—	50	—	160	—	—	—	—	—	—	—	320	—	—	—	—	—
—	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 33	50	—	—	132	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

VI. Najade-Kreuzung. 17. Mai bis 13. Juni 1912																
Station	Tiefe m	Prorocentrum micans	Pr. scutellum	Pr. rotundatum	Pr. Brochi	Pr. triestinum	Pr. dentatum	Pr. cornutum	Pr. nanum	Pr. sphaeroideum	Exuviella compressa	Ex. ovum	Ex. cincta	Ex. bisimpressa	Ex. apora	Ex. baltica
J 1	0	176	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	10	460	160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	25	176	580	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 1	0	450	200	—	—	—	—	—	—	—	210	—	—	—	860	—
—	20	180	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 2	25	120	100	—	—	—	—	—	—	—	120	—	—	—	—	—
A 3	0	180	240	—	320	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	25	220	200	—	—	—	—	—	—	—	360	420	—	—	—	—
A 5	0	—	—	—	—	160	—	—	—	—	—	—	—	—	180	—
—	20	—	—	—	—	400	—	—	—	—	—	—	—	180	—	—
A 6	0	—	—	—	—	160	—	—	—	—	—	—	—	80	95	—
A 7	20	—	—	—	—	140	—	—	—	—	—	—	—	150	—	—
A 8	0	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 9	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	145	—
—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	160	—
Q	0	—	—	—	140	—	—	—	—	—	—	150	—	—	—	—
—	20	—	—	—	250	—	—	—	—	—	—	180	—	—	—	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	160	—	—	—	—
A10	0	—	—	—	170	—	—	—	—	—	—	170	—	—	—	—
—	20	—	—	—	160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	50	—	—	—	—	140	—	—	—	—	—	170	—	—	—	—
—	75	—	—	—	—	140	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	150	—	—	—	—	140	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 12	0	—	—	—	190	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 17	0	—	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 18	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	170	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	200	—
A 19	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	180	—
A 20	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—
A 24	0	—	—	—	180	—	—	—	—	—	630	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	180	—
A 25	0	—	—	—	190	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	180	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	185	—	—	—	160	—
—	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190	—	—	—	160	—
A 27	0	—	200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	210	—	—	—	190	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	210	—	—	—	190	—
A 29	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—
—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—
A 31	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	—	—
—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	200	—	—	—	180	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190	—
A 32	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	400	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	420	—	—	—	—	—
—	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	400	—	—	—	—	—
A 33	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190	—	—	—	190	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190	—	—	—	200	—

VII. Najade-Kreuzung. 16. August bis 12. Sept. 1912		Prorocentrum micans	Pr. scutellum	Pr. rotundatum	Pr. Brochi	Pr. triestinum	Pr. dentatum	Pr. cornutum	Pr. nanum	Pr. sphaeroideum	Exuviella compressa	Ex. ovum	Ex. cincta	Ex. bisimpressa	Ex. apora	Ex. baltica
Station	Tiefe m															
A 1	10	—	340	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 2	0	120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	20	—	220	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 3	0	440	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	10	—	190	—	—	—	—	—	—	—	—	82	—	—	—	—
—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	130	90	—	—	—	—
A 5	0	110	150	—	110	—	—	—	90	—	120	—	—	—	—	—
—	10	—	150	—	—	—	—	—	—	—	120	85	—	—	—	—
A 7	0	120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	130	—
A 10	0	480	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 14	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	85	—	—	—	—	—
—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80	—	—	—	—	—
—	75	—	—	—	—	—	—	—	—	220	—	—	—	—	—	—
A 16	10	—	—	—	—	—	—	—	120	—	—	—	—	—	—	—
—	20	—	—	—	120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	50	—	—	—	—	—	—	—	120	120	—	—	—	—	—	—
—	75	—	—	—	—	—	—	—	—	120	—	—	—	—	—	—
—	150	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	120	—	—
A 20	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	170	—	—
—	50	—	—	210	110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	90	—
A 22	75	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 31	10	—	—	—	220	—	—	—	—	—	65	—	—	—	—	—
A 31	75	—	—	—	85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A 33	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	65	—	—	—	—	—
—	20	—	—	76	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	75	—	—	76	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Prorocentrum triestinum im September massenhaft im Triester Hafengebiet und Golfe vorhanden, desgleichen im Hafen von Sebenico u. in den Bocche di Cattaro.

Pr. adriaticum wurde bisher nur im Herbst 1912 in der südlichen Adria auf wenigen Stationen gefunden (75—150 m).

Besprechungen.

L. Woodruff and **Rh. Erdmann**: A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramaecium*. Journ. exper. Zool. vol. 17 p. 425—518.

— —: The periodic reorganisation process in *Paramaecium caudatum*. Journ. of exper. Zool. vol. 20 p. 59—97.

R. Hertwig: Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biolog. Centralbl. Bd. 34 S. 557—581.

V. Jollos: Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biolog. Centralbl. Bd. 36 S. 497—514.

In seiner bekannten großen Infusorienarbeit aus dem Jahre 1889 hatte R. HERTWIG bereits eigenartige Kernveränderungen bei *Paramaecium aurelia* erwähnt, die er als Parthenogenese deutete. Da es sich aber dabei nur um eine ganz kurze, späterhin nicht ergänzte Beschreibung handelte, so war sie fast völlig in Vergessenheit geraten, bis durch die vorliegenden Untersuchungen von WOODRUFF und Fräulein ERDMANN diese Veränderungen erneut aufgefunden, genauer beschrieben und als wichtige Reorganisationsprozesse im Lebenslauf von *Paramaecium* erkannt wurden.

Ältere Arbeiten WOODRUFF's hatten bei länger geführten Kulturen von *Paramaecium* und anderen Infusorien periodische Schwankungen der Teilungsintensität trotz gleichmäßiger äußerer Bedingungen nachgewiesen. Die von WOODRUFF und ERDMANN vorgenommene cytologische Prüfung derartiger Kulturen zeigt nun zunächst für *P. aurelia*, dann auch für *P. caudatum*, daß regelmäßig zur Zeit des Abfalls der Teilungsrate ganz bestimmte Vorgänge am Kernapparat stattfinden. Der Macronucleus geht unter charakteristischen Zerfallserscheinungen zugrunde, der Micronucleus (resp. die beiden Micronuclei) teilt sich zweimal, von den entstandenen Tochtermicronuclei degenerieren alle bis auf einen,[1]) aus dem dann durch erneute Teilungen die definitiven Micronuclei und Macronucleusanlagen hervorgehen. Es handelt sich also um Prozesse, die denen bei der Conju-

[1]) Bei *P. aurelia* bleiben vielleicht zwei der entstandenen acht Micronuclei erhalten.

gation sehr ähneln und sich von ihnen nur durch das Unterbleiben einer Micronucleusteilung (sowie natürlich der Verschmelzung der Kerne zweier Individuen) unterscheiden. Auch der Charakter der Micronucleusdurchschnürungen entpricht bei *P. caudatum* im hohen Maße den entsprechenden Vorgängen bei der Conjugation, bei *P. aurelia* finden sich allerdings nach den Untersuchungen von WOODRUFF und Frl. ERDMANN die charakteristischen Micronucleusteilungsbilder der Conjugation nicht.

Hier setzt aber die Arbeit von HERTWIG ergänzend ein, der seine alten Beobachtungen jetzt ausführlicher darstellt und gerade für *P. aurelia* die für die Conjugationsteilungen typischen „Sichelstadien" der Micronuclei bei diesem Reorganisationsprozeß nachweist. Eben diese charakteristischen cytologischen Bilder hatten R. HERTWIG schon 1889 veranlaßt, diese Vorgänge als Parthenogenesis zu bezeichnen, eine Auffassung, für die auch Ref. in seiner Arbeit gegenüber WOODRUFF u. ERDMANN eintritt. WOODRUFF u. ERDMANN wollen in dieser Reorganisation des Kernapparates einen sexuellen Prozeß sui generis sehen, für den sie den Namen „Endomixis" einführen. Sie meinen, für eine Parthenogenesis wäre der Nachweis einer Reduktion der Chromosomenzahl und ihrer späteren Kompensation erforderlich, und übersehen, daß alle hier möglichen Kriterien einer diploiden (somatischen) Parthenogenesis gegeben sind.

Die sorgfältigen an einem sehr großen Material geprüften Untersuchungen von WOODRUFF u. Frl. ERDMANN haben nun aber nicht nur den genauen Verlauf der Parthenogenese klargestellt, sondern auch ihr regelmäßiges Vorkommen bei den verschiedensten Stämmen dargetan.

Damit und durch die entsprechenden Feststellungen des Ref. wird aber dem Einwande HERTWIG's der Boden entzogen, es könne sich vielleicht nur um spezielle durch jahrelange Kultur der Infusorien hervorgerufene Erscheinungen handeln. HERTWIG möchte nämlich die von WOODRUFF u. ERDMANN beobachteten Vorgänge (die ihm erst auf Grund einer vorläufigen Mitteilung bekannt waren) in Zusammenhang mit den Kernveränderungen bringen, die von ihm und seinen Schülern bei den sog. „Depressionen" von Infusorien- und anderen Protozoenkulturen beschrieben worden sind.

Nur unter besonderen Umständen würde es danach zu einer Parthenogenese kommen, in der Regel aber allein zu den sich auf Veränderungen des Hauptkernes beschränkenden „Depressionserscheinungen". Auf Grund der späteren Veröffentlichungen von WOODRUFF u. ERDMANN und seiner eigenen Erfahrungen erscheint es dem Ref. demgegenüber erwiesen, daß umgekehrt ein recht großer Teil der beschriebenen „Depressionsbilder" Stadien einer echten Parthenogenese darstellen, wenngleich daneben auch andere Macronucleusveränderungen vorkommen. —

Während die Untersuchungen von WOODRUFF u. Frl. ERDMANN und R. HERTWIG den Zusammenhang von Parthenogenese und Teilungsrhythmen sowie vor allem die cytologischen Einzelheiten ihres Verlaufs klarstellen, behandelt die Arbeit des Ref. besonders die Frage nach den Bedingungen ihres Zustandekommens. WOODRUFF u. Frl. ERDMANN hatten aus dem regelmäßigen Auftreten der Parthenogenesis in ihren Kulturen gefolgert, daß es sich bei ihr um einen konstitutionell bedingten Vorgang handle, der also aus inneren Ursachen im festen Turnus nach einer bestimmten

Anzahl von Teilungen eintreten müsse. Demgegenüber zeigt Ref. die Abhängigkeit des Eintritts der Parthenogenesis von äußeren Bedingungen. Durch eine Reihe von Experimenten und vergleichenden Beobachtungen, die im einzelnen im Original nachgelesen werden müssen, wird der Nachweis geführt, „daß 1. Faktoren der Außenwelt in jedem Lebensabschnitt von *Paramaecium* Parthenogenesis hervorrufen können und daß 2. Faktoren der Außenwelt auch in den nach der Methode von WOODRUFF unter möglichst gleichmäßigen Bedingungen gehaltenen Kulturen den Eintritt der Parthenogenesis bedingen.“ Das Auftreten der Parthenogenese läßt sich also jederzeit experimentell erzwingen, nicht dagegen umgekehrt auch ganz unterdrücken, sondern nur erheblich hinausschieben. —

Zuchtversuche mit Infusorien sind bekanntlich wiederholt bei den Erörterungen über die Lehre WEISMANN's von der potentiellen Unsterblichkeit der Einzelligen herangezogen worden. Es lag daher sehr nahe, auf Grund der jetzt erweiterten Kenntnisse des Lebenslaufes von *Paramaecium* auch diese alte Streitfrage erneut zu behandeln: Während R. HERTWIG die Ergebnisse von WOODRUFF u. ERDMANN als Widerlegung der früher zugunsten der WEISMANN'schen Lehre angeführten jahrelang ohne Conjugation durchführbaren Infusorienzuchten ansieht, und WOODRUFF und ERDMANN selbst die Entscheidung offenbar von der Vermeidbarkeit oder Nicht-Vermeidbarkeit der Parthenogenese abhängig machen wollen, weist Ref. in seiner Arbeit darauf hin, daß die Infusorien für die Frage nach der potentiellen Unsterblichkeit der Einzelligen von vornherein nur sehr bedingt herangezogen werden können, da ja bei ihnen nur der Micronucleus Keimplasma, also potentielle Unsterblichkeit im Sinne WEISMANN's besitzt, während der Macronucleus eine rein somatische Bildung darstellt.

V. JOLLOS.

C. Janicki: Untersuchungen an parasitischen Flagellaten II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 112 S. 573—691.

Verf. gibt zunächst eine eingehende Beschreibung des Baues und zum Teil auch der Vermehrung einer Anzahl parasitischer Flagellaten aus dem Enddarm von Termiten. Es handelt sich dabei im wesentlichen um Polymastiginen resp. Hypermastiginen der Gattungen *Devescovina*, *Foaina*, *Stephanonympha*, *Calonympha* und *Parajoenia*, Gattungen, die erst in der vorliegenden Arbeit neu aufgestellt oder genauer beschrieben werden, und deren Diagnose daher nach JANICKI hier wiedergegeben sei:

Gattung *Devescovina* A. FOÀ:

Körper von gestreckter, hinten meist zugespitzter Gestalt; drei nach vorn gerichtete, von einem Blepharoblast (= Basalkörper Ref.) entspringende Geißeln, sowie eine Schleppgeißel mit Schleppgeißelscheide vorhanden; Parabasalapparat in Form einer Spirale den vordersten Teil des Achsenstabes umgreifend und dem Blepharoblasten zustrebend. Typ. Art: *D. striata* A. FOÀ. Im Enddarm von *Calotermes* (*Cryptotermes*) *grassii*, Iquique (Chile).

Gattung *Foaina* JANICKI:

Langgestreckte oder ovale Formen mit drei Geißeln, welche von einem seitlich asymmetrisch im Vorderkörper angebrachten Blepharoblasten

entspringen; eine Schleppgeißel ist vorhanden. Parabasalapparat aus zwei den Kern umgreifenden Parabasalkörpern bestehend. Achsenstab vorhanden. Typ. Art: *F. gracilis* JANICKI im Enddarm von *Calotermes castaneus*, Honolulu.

Gattung *Stephanonympha* JANICKI:

Große Flagellaten, deren Scheitel von körperlangen Geißeln dicht bedeckt ist. Die Kerne sind in großer Anzahl am Scheitel, sei es in Spirallinien bzw. mehr oder weniger konzentrisch, sei es ohne besondere Anordnung eingebettet; jedem Kern entspricht ein Blepharoblast (=Basalkörper) mit einer Geißelgruppe, mit Achsenfaden und Parabasalapparat. Die Gesamtheit der Achsenfäden tritt zu einem Achsenfadenbunde zusammen. Typ. Art: *St. silvestrii* JANICKI im Enddarm von *Calotermes castaneus*, Honolulu.

Gattung *Calonympha* A. FOÀ emend. JANICKI:

Große Flagellaten, deren vordere Partie dicht mit körperlangen Geißeln bedeckt ist. Mehrere bis viele Kerne mehr oder weniger kranzartig angeordnet unterhalb des Scheitels; jedem Kern entspricht ein „Blepharoplast“ mit einer Geißelgruppe, ein Achsenfaden und Barabasalapparat. Der Scheitel ist eingenommen von denselben Organellen in großer Anzahl, doch ohne Kerne (Akaryomastigonten). Sämtliche Achsenfäden treten zu einem zentralen Achsenfadenbündel zusammen. Typ. Art: *C. grassii* A. FOÀ im Enddarm von *Calotermes* (*Cryptotermes*) *grassii*, Chile.

Gattung *Parajoenia* JANICKI:

Körper oval. Vorderende mit asymmetrisch in großer Anzahl vorwiegend längs zweier halbkreisförmiger Felder angebrachten langen Geißeln; Schleppgeißel mit Schleppgeißelscheide, sowie ein seitlich vom Kern angebrachter Blepharoplast vorhanden; der stark entwickelte Parabasalapparat, aus zwei in der Nähe des Kernes asymmetrisch angeordneten Schläuchen bestehend. Ein starker Achsenstab ist vorhanden. Typ. Art: *P. grassii* JANICKI. Im Enddarm von *Calotermes castaneus*, Honolulu.

Die systematische Stellung dieser Gattungen, wie das jetzt schon ziemlich klar darstellbare System der höheren Flagellaten überhaupt, werden in einem allgemeinen Abschnitt eingehender behandelt. *Foaina* und *Devescovina* gehören ohne weiteres zu den Polymastiginen, der Familie der *Tetramitidae*, und schließen sich gut an Formen wie *Trichomastix* (oder *Polymastix*!) an. Durch vervielfachte Ausbildung von Kern und Geißelapparat, der als „Caryomastigonten“ von JANICKI bezeichneten Organellengruppe, entstehen aus Tetramitiden Formen wie *Calonympha* und *Stephanonympha* (ähnlich wie man sich z, B. eine *Lamblia* durch Verdoppelung aller Organelle von einem *Trichomastix*-artigen Flagellaten abgeleitet denken kann), Formen, die GRASSI bereits zur Familie der *Calonymphidae* zusammengefaßt hatte, und die einen terminalen Zweig der Polymastiginen darstellen, dessen Ableitung von den Tetramitidae durch den Besitz von je vier zu jedem Caryo- resp. Acaryomastigonten gehörigen Geißeln gestützt wird.

Die Ordnung der *Hypermastigina*, der Trichonymphiden im alten Sinne, ist dann (gegenüber HARTMANN, der auch die *Calonymphidae* hierher rechnete) einheitlich charakterisiert durch den Besitz eines einzigen Kernes und zahlreicher Geißeln. Zu ihr gehören die *Lophomonadidae*, *Joeniidae*,

Trichonymphidae und *Holomastigotidae*, von den in dieser Arbeit behandelten Gattungen also *Paraioenia*.

[HARTMANN's Angaben über polyenergide Kerne bei Trichonymphiden erkennt JANICKI nicht an. Eine Nachprüfung dieser Verhältnisse und vor allem auch des Baues und der Genese der Achsenstabstrukturen bei diesen Formen wäre zur endgültigen Klarstellung dieser Frage wie auch der verwandtschaftlichen Beziehungen dringend erwünscht. Ref.]

In weiteren allgemeinen Abschnitten behandelt Verf. den Parabasalapparat, die Natur des „Blepharoblasten“ sowie Kernkonstitution und Kernteilung bei Poly- und Hypermastiginen. Wie schon in einer früheren Veröffentlichung (vgl. dieses Archiv Bd. 30 S. 343) tritt er dafür ein, daß bei all diesen Formen mit Achsenstab ein besonderer Kernteilungstypus vorliege, den er als „GRASSI'schen Kernteilungstypus“ bezeichnet, und der vor allem durch das Vorhandensein extranucleärer Zentralspindeln mit Centriolen charakterisiert wird. Er wendet sich dabei gegen meine frühere Kritik, nähert sich aber dabei doch der von mir vertretenen Anschauung insofern wesentlich, als auch er jetzt die Unabhängigkeit der Kernteilungsspindel von der „Blepharoblast-“ resp. Basalkornteilung annimmt (und so auch von einem nur „räumlichen Zusammenfallen von Blepharoblastdesmose und Zentralspindel“ bei ungünstigeren Objekten spricht), und diese Unabhängigkeit von Kern- und Basalkörperteilung erschien mir stets prinzipiell wichtiger als die Frage nach der intra- oder extranucleären Lage der Teilungscentren. Bei den höheren Formen ist die extranucleäre Lage nach den vorliegenden Untersuchungen JANICKI's und anderer in der Tat kaum mehr zu bezweifeln. Dagegen muß Ref. auf Grund seiner alten Beobachtungen an *Monocercomonas* und der neueren entsprechenden gelegentlichen Befunde BELAR's (bei seinen aberranten Teilungsbildern) an dem Vorkommen intranucleärer Centren auch bei „Flagellaten mit Achsenstab“ festhalten. Vielleicht wäre gerade bei solchen Formen die Entstehung extranucleärer Spindeln zu verfolgen!

Zu erwähnen wäre endlich noch, daß JANICKI die Achsenstäbe bei der Teilung der Flagellaten wiederum aus der persistierenden Centralspindel hervorgehen läßt, im Gegensatz zu der vom Ref. und später auch KUCZINSKI angegebenen Entstehung vom Basalkorn aus oder der erst jüngst von KOFOID und SWEEZY behaupteten Teilung der Achsenstäbe. Bei der Besprechung der Arbeit von KOFOID und SWEEZY (dieses Archiv Bd. 37 S. 354) ist bereits die Notwendigkeit einer Aufklärung dieser Verhältnisse und Widersprüche betont worden. V. Jollos.

A. Ernst: Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Vorl. Mitteil. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 17 p. 203—250, 5 Fig., 1917.

Die Arbeit beschäftigt sich zwar mit einer Pflanzenklasse, die kaum noch zu den „Protisten“ gerechnet werden kann. Aber wegen der sehr großen theoretischen Bedeutung, die ihren Resultaten zukommt, sei doch etwas näher auf sie eingegangen.

Seit langem weiß man schon, daß *Chara crinita* nur in weiblichen Exemplaren vorkommt und „parthenogenetisch“ ist, aber man hält sie all-

gemein für „generativ-(haploid-)parthenogenetisch“ in der WINKLER'schen Terminologie. Dem Verf. gelang es jedoch nun, den einwandfreien Beweis zu erbringen, daß sie in der Tat „somatisch-(diploid)parthenogenetisch“ oder, wie STRASBURGER sagt, „ooapogam“ ist. Die Chromosomenzahl der parthenogenetischen Individuen beträgt nämlich hier 24. An und für sich würde damit noch keine Entscheidung dafür gegeben sein, ob das die haploide oder die diploide Zahl ist. Aber Verf. glückte es nach überaus mühsamem Suchen, sowohl aus Ungarn wie aus Sizilien Material zu erhalten, bei dem außer den weiblichen auch männliche Exemplare vorhanden waren. Und alle diese Pflanzen bieten nun als Haploidzahl nur 12 Chromosomen. Diese Individuen sind durchaus befruchtungsbedürftig, speziell zeigte der Verf., daß in seiner Kultur mit Erfolg sich Zygosporenbildung erreichen ließ. Er gibt auch ein einfaches Mittel an, schon makroskopisch zu entscheiden, ob die Befruchtung stattgefunden hatte oder nicht (p. 236).

Nun war dem Verf. aufgefallen, daß das Sporenmaterial, das von den genannten ungarischen und sizilianischen Pflanzen stammte, in bezug auf seine Größe sich anders verhielt als das der meisten anderen — rein parthenogenetischen — Exemplare. Bei diesen war die Variabilitätskurve typisch eingipfelig, bei jenen dagegen zeigten sich — wenn auch nicht übermäßig scharf, so doch mit genügender Deutlichkeit — 2 Gipfel. Das ließ darauf schließen, daß das Material genotypisch nicht einheitlich war. Und die größte Wahrscheinlichkeit würde in der Richtung gehen, daß zwischen den haploiden, befruchtungsbedürftigen Pflanzen noch diploide, somatisch-parthenogenetische durcheinander wachsen.

Zum Schluß gibt Verf. ein eingehendes Programm über die experimentellen und cytologischen Aufgaben, die ihm in den nächsten Jahren erwachsen werden. Ferner deutet er bereits einige Resultate an, die „sich jetzt schon voraussehen“ lassen. Ich führe sie in extenso an:

„1. Künstliche Entwicklungserregung von Eizellen der haploiden *Chara crinita* und ebenso anderer diöcischer Characeen, also künstliche generative Parthenogenesis ist möglich und führt zur Bildung von Sporen, aus deren Weiterentwicklung unter Ausfall der Reduktionsteilung wiederum haploide, wahrscheinlich weibliche Pflanzen hervorgehen, die wieder befruchtungsfähige Oogonien erzeugen.

2. Die Versuche, durch Beeinflussung des Keimungsvorganges der durch normale Befruchtung entstandenen Zygote einen Ausfall der Reduktion auszulösen und dadurch die Entwicklung diploider Individuen zu veranlassen, werden wahrscheinlich resultatlos bleiben. Verschiedene Gründe sprechen auch dafür, daß mit dieser Art experimentell erreichter Diploidie die mit der Diploidie der parthenogenetischen *Chara crinita* verbundenen erblichen Eigenschaften der spontanen Weiterentwicklung der Eizellen zu Sporen, der Verlust der Befruchtungsfähigkeit dieser Eizellen und der Verlust der männlichen Organe nicht verbunden wäre.

3. „Die konstanten Rassen der außerordentlich polymorphen parthenogenetischen *Chara crinita* sind Artbastarde, Kreuzungen zwischen der haploiden *Chara crinita* und mehreren anderen, vermutlich gleichchromosomigen Arten.“

Dieser letztgenannte Gesichtspunkt ist an anderer Stelle auch auf

die höheren Pflanzen vom Verf. ausgedehnt und unter dem Titel „**Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich**" getrennt behandelt worden.

Wir dürfen auf diese Arbeit wie auf die ausführliche, naturgemäß erst nach längerer Zeit zu erwartende Darstellung der einschlägen Verhältnisse bei *Chara crinita* recht gespannt sein.

G. TISCHLER (Hohenheim).

H. Burgeff: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* KUNTZE. I. Flora, Bd. 107 p. 259—316, Taf. XIV—XVII, 20 Fig., 1914. II. Flora, Bd. 108 p. 353—448, 13 Fig., 1915.

Dem Verf. ist es in den beiden vorliegenden Mitteilungen gelungen, bei dem bekannten Schimmelpilz *Phycomyces nitens* außerordentlich wichtige Resultate zu erzielen, die mit einer geradezu vorbildlichen Präzision experimentell erarbeitet wurden. Zunächst ergab sich, daß bei fortgesetztem vegetativem Wachstum des Pilzes gewisse abweichende Formen auftreten konnten, die sowohl durch die Art und Weise, wie sie ihre Sporangienträger anlegten, als auch durch eigenartige kropfige Anschwellungen an letzteren unterhalb der Sporangien sich gut von der Hauptart sondern ließen. Verf. nennt sie var. *plicans* und var. *piloboloides*. Bei fortgesetzter Kultur dieser Varianten fanden sich nun in verschiedenem Maße Annäherungen an *Phycomyces nitens*, und dieses „Zurückschlagen" zu der Hauptart konnte sich Verf. durch eine Arbeitshypothese verständlich machen. Angenommen, daß in einem Teil der Kerne des Mycels, aus dem die Varianten hervorwuchsen, idioplasmatische Veränderungen im Sinne einer „Mutation" vor sich gegangen wären, so wäre damit der ursprünglich „homocaryotische" Pilz „heterocaryotisch" geworden. Das wechselnde Aussehen der in Kultur gehaltenen Mycelien würde aber von dem Mengenverhältnis abhängen, in dem die beiderlei Kernarten — die normalen und die „mutierten" — nebeneinander lägen. Teilten sich im Alter die normalen Kerne stärker als die anderen, so bekäme das Mycel immer mehr wieder den Charakter von *Ph. nitens* und der der Mutante träte zurück.

Diese Hypothese konnte Verf. aber auch experimentell beweisen. Es glückte ihm — und hier muß die Geschicklichkeit des Verf. bewundert werden — „Mixochimären" herzustellen, die künstlich heterocaryotischen Charakter erhielten und nun mit den vorhin besprochenen anscheinend heterocaryotischen verglichen werden konnten. Die Prozedur, die Verf. zur Hervorbringung der Mixochimären anwendete, war die folgende: Jugendliche Sporangienträger der einen Form wurden an der Basis scharf abgeschnitten, dann in die Öffnung das Ende eines gleichfalls jugendlichen Sporangienträgers der zweiten Form eingeführt und die innere „Komponente" dieses symbiotischen Verhältnisses so verletzt, daß ihr Plasma mit den Kernen austrat und sich mit denen der äußeren vermischte. Nach kürzerer Zeit schon erfolgte, sofern die Operation geglückt war, bei entsprechender Kultur eine Regeneration des Mycels, und in ihm fanden sich nebeneinander die beiderlei Kerne vor: die Mixochimäre war hergestellt. Diese bildete darauf in normaler Weise Sporangien und Sporen. Die letzteren wurden

ausgesät und ergaben nun neben homo- auch heterocaryotische Mycelien, die einen also mit dem Charakter der reinen Arten resp. Varianten, die anderen mit dem der Mixochimäre.

Als erste Fälle beschreibt Verf. solche, bei denen „neutrale“ Mycelien erzeugt wurden, und zwar nach Verbringen von „*Nitens* +“ in „*Nitens* —“ und „*Nitens* —“ in „*Nitens* +“. Dabei bedeutet + und — bekanntlich nach dem Vorschlage von BLAKESLEE geschlechtlich verschieden gestimmte Mycelien, die äußerlich durch morphologische Charaktere sich nicht gut als „männlich“ und „weiblich“ bezeichnen lassen. Die künstlich hergestellten, mit + - und — - Kernen versehenen „neutralen“ Mycelien“ ließen sich ohne weiteres dadurch erkennen, daß einzelne Hyphenäste, die dann allerdings sekundär homocaryotisch geworden sein mußten und entgegengesetzte Stimmung aufwiesen, sich zueinander krümmten, um Zygoten zu bilden, was ein reines + - oder ein reines — -Mycel nie „von selbst“ vermag. Außerdem mußten an den neutralen Mycelien sehr eigenartige „abortive Copulationsäste, BLAKESLEE's Pseudophoren“ sich zeigen und dies Merkmal erlaubte jedesmal **sofort** zu entscheiden, ob Verf. in einem gegebenen Mycel + resp. — oder neutrales vor sich hatte.

Nicht nur Mixochimären mit Material von ein und derselben, wenn auch verschieden „gestimmten“ Variante, sondern auch solche von *nitens* in *piloboloides* und *plicans* in *piloboloides*, erzielte Verf., und hierbei ergab sich die theoretisch wichtige Tatsache, daß, nachdem die Mycelien Sporen gebildet hatten und diese Sporen ausgesät und gekeimt waren, der geschlechtliche Charakter, also + oder —, mit *nitens* resp. *piloboloides* in fester Kombination geblieben waren, „eine Tatsache, die auf die Bindung der Eigenschaften an die Kerne schließen läßt“. Im übrigen müssen die Protokolle über die Eigenschaften der aus den Sporen sämtlicher Mixochimären hergestellten Mycelien im Original eingesehen werden.

Im zweiten Teil seiner Untersuchungen berichtet Verf. zunächst über die normale Keimung der Zygosporen von *Phycomyces*, und Ref. möchte hiervon hervorheben, daß diese außer von dem umgebenden Medium in erster Linie durch das Licht beeinflußt wird, ja letzteres wird direkt als „auslösender Faktor“ für die Keimung bezeichnet. Es folgt eine „Vorläufige Mitteilung“ über die Cytologie der Art. Wegen der außerordentlichen Kleinheit der Kerne ließ sich noch nicht alles in wünschenswerter Weise aufklären. Festzustehen scheint dem Verf. aber schon jetzt, daß die haploide Chromosomenzahl 12 beträgt (also wesentlich höher ist als das Mad. MOREAU für die Mucorineen annimmt. Der Ref.). Bei der normalen — vegetativen — Sporenbildung finden sich stets mehrere Nuclei in einer Spore, sie liegen anscheinend willkürlich. Dagegen treten sie in den Zygosporen paarweise — zu je 2 — zusammen, um schließlich kurz vor Auskeimen der Spore zu fusionieren. Es besteht wohl kein Zweifel, daß die beiden Partner von je einem der beiden Hyphenenden stammen, die vor der Copulation einander entgegenwuchsen. Das äußere Aussehen der Kerne weicht jetzt durchaus von dem in den rein somatischen Teilungen ab: waren sie dort klein, membranlos und ohne Nucleolen, so sind sie jetzt groß, mit Kernmembran und Nucleolus versehen. Dabei ist es Verf. aber wahrscheinlich, daß die Formveränderung der Kerne nicht ohne weiteres mit dem Diploidcharakter zusammenhängt, vielmehr

dürften sowohl haploid gebliebene Kerne der Zygote wie auch die fusionierten diploid gewordenen das nämliche Aussehen zeigen. Der Unterschied zwischen beiden Kernformen zeigt sich erst bei der nächsten Karyokinese, da erstere eine Äquations-, letztere eine Reduktionsteilung erfahren. Was aus den haploiden, in der Zygospore befindlichen, also „apogamen" Kernen wird, gelang noch nicht aufzuklären.

Verf. benutzt nun die *Phycomyces*-Mycelien in ähnlicher Weise, wie es kürzlich für Chlamydomonas PASCHER beschrieb, um die Vererbungserscheinungen solcher Organismen kennen zu lernen, deren Haupt„merkmale" an die Haploidphase gebunden sind. Es werden also nicht nur wie bei den höheren Organismen die Gameten gekreuzt. Für *Phycomyces* ließ sich das insofern bequem durchführen, als die aus den Zygoten hervorgehenden noch zur Diplophase gehörenden „Keimsporangien" Sporen erzeugen, welche im Gegensatz zu den vorhin genannten einkernig sind. Und jeder Kern bildete dann in den beiden meiotischen Teilungen die vier vegetativen „kleinen Kerne". Die mit ihnen versehenen „Sporen" wachsen zu vier Mycelien aus und werden als Gameten bezeichnet, da sie ja die „Fähigkeit zur erneuten Reproduktion der diploiden Phase" besitzen. Auf diese Weise gelang es Verf., auch homocaryotische Mycelien da zu erhalten, wo vegetative „Rückschläge" heterocaryotischer nicht bis zur absoluten Reinheit geführt hatten.

Bei einer Kreuzung von *P. piloboloides* + mit *nitens* — oder *nitens* + mit *piloboloides* —, war ein vollständiges Aufspalten im Sinne der Mendelschen Spaltungsregel zu erweisen. Die „Merkmalspaare" waren p +, p —, n +, n —, und sämtliche vier möglichen Kombinationen resultierten auch. Derartige Zygoten nennt Verf. tetrakrate. Bildeten sich nicht alle Kombinationen, sondern nur 2 oder 1, hießen die Zygosporen dikrat oder monokrat. Handelte es sich um Eltern mit mehr als 2 Merkmalspaaren, so konnte er von pantokraten Zygosporen mit vollständiger oder unvollständiger (poly- resp. monokrater) Aufspaltung reden. „Unter den dikraten Zygosporen können entgegengesetzte Gametensorten vorliegen, also n + und p — oder p + und n —, bei denen die Charaktere der Eltern vertauscht oder nicht vertauscht sind. Dies sind die Heterodikraten. Bei den Hemiisodikraten ist eine der vier Eigenschaften ausgefallen. Es sind vier Fälle möglich: p + und n +; p — und n —; p + und p —; n + und n —, die alle vorkamen."

Nun sind auch bei den tetrakraten Zygosporen die vier vorhandenen Gametensorten nicht in gleicher Zahl vorhanden. Ihre Variabilität um den theoretischen Wert ist nämlich nach Verf. größer als dem Zufallsgesetz entspricht. Verf. sucht das mit einer nachträglichen Vermehrung der Kerne nach der Reduktionsteilung zu erklären, „die bei den verschiedenen Arten verschieden rasch verlaufen ist". Dagegen kann man bei genügend großer Anzahl von Zygosporen nach Verf. annehmen, daß im Durchschnitt alle Gametensorten gleich oft gebildet werden.

Die Schlußabschnitte der Arbeit beschäftigen sich mit einem Vergleich der phänotypischen Charaktere bei der Haploid- und bei der Diploidphase. Wir hörten ja schon, daß die „wesentlichen" Eigenschaften bei *Phycomyces* an die Haploidphase gebunden sind, doch zeigt auch das — zur Diploidphase gehörige — Keimsporangium einen ausgesprochenen Phäno-

typus. Zwar geben die Kreuzungen *P. piloboloides* + × *piloboloides* — und *P. nitens* + × *nitens* — nur homozygotische *piloboloides*- resp. *nitens*-Keimsporangien, aber aus Kreuzung von Stammform und Variante können auch heterozygotische Keimsporangien resultieren, und es kann sich nun je nach der Phase die gleiche Eigenschaft zuweilen dominant, zuweilen rezessiv verhalten. Dominanz und Rezessivität, die ja den Phänotypus bestimmen, sind jedoch meist nicht vollständig und nicht immer ausgeprägt. In wechselndem Maße konnte Verf. auch intermediäres Verhalten beobachten. Ganz unabhängig davon ist jedenfalls der bei den nicht tetrakraten Zygosporen erschlossene Gametenausfall.

Im Gegensatz zu den höheren Organismen sind die Geschlechtscharaktere hier bei *Phycomyces* sowohl an die haploide wie an die diploide Phase gebunden. Verf. stellt in übersichtlicher Weise die Differenzen einander gegenüber, derart, daß er darauf hinweist, wie bei haploid-diöcischen Organismen durchweg phäno- wie genotypisch Geschlechtstrennung vorhanden ist, bei diploid-diöcischen dagegen genotypisch nur in der Haploidphase und phänotypisch in der diploiden. Bezeichnet man mit andro- resp. gynophän einen Organismus, der phänotypisch männliche resp. weibliche Geschlechtszellen erzeugt, mit andro- resp. gynogen einen solchen, der genotypisch sexuell determinierte Geschlechtszellen hervorbringt, so kann man auch sagen: Bei den haploid-diöcischen Organismen (wie *Phycomyces*) sind androphän und androgen, gynophen und gynogen identisch, bei den diploid-diöcischen dagegen nicht immer. Auf diese Verhältnisse braucht aber in dieser Zeitschrift nicht weiter eingegangen zu werden.

Jedenfalls zeigen die Studien des Verf. ebenso wie die von PASCHER bei *Chlamydomonas*, daß das Experimentieren mit haploiden Organismen viel eher zu Resultaten führen kann als bei solchen, deren „Merkmale" der Diploidphase zugehören. Verf. hat berechnet, „daß die Wahrscheinlichkeit, daß bei den Kindern den Eltern gleiche Formen herausspalten", bei den haploiden 2 n-mal so groß ist als bei den diploiden. Bei n = 2 Genen wären die Differenzen von haploid zu diploid schon wie 2 : 8. bei n = 6 wie 32 : 2048, bei n = 12 wie 2048 : 8388608. Was das für die leichtere oder schwerere Analyse der Erblichkeit bedeutet, liegt auf der Hand. G. TISCHLER (Hohenheim).

W. Rytz: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium* (I. Fortsetzung). Die cytologischen Verhältnisse bei *Synchytrium Taraxaci* DE BY. et WOR. Beih. botan. Zentralbl. Abt. II Bd. 34 p. 343—372, Taf. II—IV, 1917.

Ref. hat auf die Hauptergebnisse der Arbeit in diesem Archiv schon anläßlich der Vorl. Mitteil. des Verf. in „Mitteil. naturf. Ges. Bern 1916" hingewiesen. Jetzt liegt die ausführliche Publikation vor, und da möchte Ref. vor allem die große Objektivität anerkennen, deren sich Verf. bei der Deutung und Seriierung der einzelnen cytologischen Bilder befleißigt. Er beschreibt zuerst die einzelnen Präparate, ordnet sie nach „rein logischen" Gesichtspunkten und verzichtet dabei ausdrücklich, dem Leser eine bestimmte Entwicklungsgeschichte von *Synchytrium* zu „suggerieren".

Erst nachdem wir mit Verf. alles Beobachtungsmaterial kennen gelernt haben, bemüht er sich, gewissermaßen mit dem Leser zusammen die größere

oder geringere Wahrscheinlichkeit abwägend, die tatsächliche Entwicklung des Pilzes zu konstruieren.

Seine „Resultate“ kleidet er bescheiden in die Form von „Thesen“. Sie sind dem Ref. durchaus überzeugend. Das Wichtigste ist wohl daraus der Nachweis, daß die einzige Form der Kernteilungen Mitosen sind, und nicht, wie die meisten bisherigen Autoren, besonders ausgesprochen GRIGGS, Amitosen und Mitosen nacheinander. Hätten diese Forscher recht gehabt, so wäre daraus ein höchst unbequemer Einwand gegen die Individualitätslehre der Chromosomen herzuleiten gewesen. Aber Verf. sucht auch zu zeigen, wie die Bilder zustande gekommen sind, auf die seine Vorgänger ihre Deutung stützen, und wir lernen die Gründe würdigen, warum eine gute Fixierung gerade der ersten größeren Kerne so besonders schwierig ist.

Von den sonstigen Ergebnissen hebt Ref. noch hervor, daß *Synchytrium Taraxaci*, wie es schon DE BARY und WORONIN wollten, nur Epidermiszellen infiziert und nicht durch die Spaltöffnungen in Zellen des Hypoderms gelangt, wie es BALLY glaubte. Auch wies er die Auffassung BALLY's als irrig nach, wonach in der Wirtspflanze infolge Auflösung der Zellwände ein „Symplast“ entsteht, in dem der Pilz parasitisch lebt. Die infizierte Stelle ist auf eine Zelle beschränkt, die sich allerdings stark vergrößert. Immer aber kann die Einzelligkeit aus dem einen vorhandenen Kern erschlossen werden. G. TISCHLER (Hohenheim).

C. Ostenfeld-Hansen: De danske farvandes plankton i aarene 1898—1901. Phytoplankton og Protozoer. 2. Protozoer; organismer med. usikker stilling; parasiter i phytoplanktoner 1916. (Det Kgl. danske vidensk. Selsk. Skrifter, Naturw. og Mathem. Afd. 8. Roekke II/2 Kopenhagen.)

Der Verf. hat 1913 die Bearbeitung des Phytoplanktons der dänischen marinen Gewässer nach den in den Jahren 1898/1901 durchgeführten Untersuchungen erscheinen lassen. Die für diesen Zweck benutzten Proben enthielten natürlich auch zahlreiche Protozoen, Parasiten der Phytoplanktonten und Organismen unsicherer Stellung. Diese Gruppen bilden den Gegenstand der vorliegenden Untersuchung.

Der Wert der Arbeit besteht vor allem darin, daß für einen verhältnismäßig langen Zeitraum die geographische und zeitliche Verteilung obiger Organismen angegeben wird, was für die Lebensbedingungen mancher Tiere von allgemeinerem Interesse sein kann. Leider ist nur das zeitliche Auftreten in übersichtlichen Tabellen angegeben, während die bei der früheren Arbeit durch Karten ersichtliche geographische Verteilung der Phytoplanktonten jetzt fehlt.

Betreffs *Corbicula socialis* MEUNIER erwähnt der Autor, daß Chromatophoren oder ein anderer Farbstoff absolut fehlen und daß die Form mit *Dinobryon* nicht in Zusammenhang gebracht werden kann. Das höchst eigentümliche *Radiosperma corbiferum* hält der Verf. in Übereinstimmung mit HENSEN für ein Ruhestadium oder ein Ei.

Von den in Phytoplanktonten lebenden Organismen wurden von OSTENFELD in dem untersuchten Gebiete hauptsächlich folgende gefunden: *Olpidium lauderiae*, *Endophlyctis rhizosoleniae*, *Rhizophidium huxleyi*, *Vampyrella chaetoceratis* und *Hyalosaccus ceratii*. J. SCHILLER (Wien).

W. Conrad: Contributions à l'Etude des Flagellates III. (La morphologie et la nature des enveloppes chez *Hymenomonas roseola* STEIN et *H. coccolithophora* MASSART et CONRAD, nov. spec. et les *Coccolithophoridae*.) (Annales de Biologie lacustre T. VII (1914—1915) p. 155—164. Mit 2 Figuren im Text.)

Der Verf. beschäftigt sich in dieser Studie mit der in ihrer Stellung unsicheren Chrysomonade *Hymenomonas*, deren Hüllenstruktur bereits seit jeher auffiel. Diese große Monade besitzt auf der relativ derben Hülle, die den Protoplasten umschließt, ganz charakteristische Auflagerungen in Form kleiner Scheibchen oder gewöhnlich kleiner dicht nebeneinanderstehender Ringe. CONRAD zeigt nun, daß die Monade drei Hüllen besitzt, die zarte Membran des Protoplasten, darauf eine mehr gallertige Hülle, die durch eine dünne „Cuticula" nach außen abgegrenzt ist und die oft sehr dick ist (4—8 μ), und schließlich eine Art Schuppenpanzer, bestehend aus dicht nebeneinanderstehenden derben Ringen, die bei einer neuen Art mehr oblong sind. Die Substanz dieser Ringe ist nach allen Reaktionen Calciumkarbonat.

Damit nähert sich aber diese interessante Monade einer Gruppe brauner Flagellaten, die eben seit ihrer genauen Kenntnis als durch ihre mit Kalkgebilden zusammengesetzten Hülle charakterisiert wurden, die *Coccolithophoraceen* LOHMANN, ja *Hymenomonas* stimmt soweit überein mit diesen Coccolithophoraceen, daß man sie wohl zu diesen stellen muß.

Die Arbeit gewinnt aber dadurch an Interesse, daß sie unsere Kenntnis der Verteilung der Flagellaten auf Süß- und Seewasser verschiebt. Die Coccolithophoraceen wurden gewöhnlich als typisch marin hingestellt. Dagegen hat bereits PASCHER seinerzeit (in den Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 29 S. 517 „Über marine Flagellaten im Süßwasser) Stellung genommen; er macht darauf aufmerksam, daß im Süßwasser Coccolithophoriden-artige Schalen gefunden werden. In einer noch nicht veröffentlichten Studie, die auch CONRAD erwähnt, wird der Nachweis erbracht werden, daß tatsächlich lebende Coccolithophoraceen, die mit bereits beschriebenen marinen sehr weit übereinstimmen, im Süßwasser vorkommen. Nun zeigt CONRAD überzeugend, daß *Hymenomonas* eine Coccolithophoracee sei; wir dürfen daher die Coccolithophoraceen nicht, wie es auch noch DOFLEIN — trotz meiner Angabe, daß sich Coccolithen im Süßwasser finden — tut, als ausschließlich marin ansehen, sondern müssen die Coccolithophoraceen als eine Chrysomonadengruppe ansprechen, die wohl hauptsächlich im Meere vorkommt, dennoch aber sichere Vertreter im Süßwasser hat.

Vielleicht darf Ref. hier seine, auch von CONRAD in seiner Arbeit aufgenommene Angabe wiederholen, die an der gleichen Stelle der Berichte der deutschen bot. Ges. veröffentlicht ist, daß auch Silicoflagellaten im Süßwasser vorkommen. Ref. fand ausgesprochene Silicoflagellatengerüste im Süßwasser.

Die Arbeit CONRAD's zeigt, wie durch genaue Detailbeobachtung gerade in den „bestbekannten" Flagellatenreihen noch immer ganz neue Tatsachen allgemeiner Bedeutung gefunden werden können.

In einem Punkt schließt sich Ref. ebenfalls an CONRAD an: in seiner Polemik gegen die LOHMANN'schen Coccolithophoraceensystematik. So ausgezeichnet und grundlegend LOHMANN's Arbeiten über die

Coccolithophoraceen sind, und so sehr er uns in einzig schöner Weise die Veränderung der Coccolithen im Sinne einer Anpassung aufzeigt, so scheinen doch CONRAD und auch dem Ref. die Gesichtspunkte seiner Systematik allem, was wir über die Konstanz der Geißelverhältnisse wissen, zu widersprechen. Wir dürfen nicht vergessen, daß LOHMANN's Gattungen größtenteils nur nach der sekundären Ausbildung der Coccolithen abgegrenzt werden und daß gerade in solchen sekundären Ausbildungen oft weitgehende Konvergenzen möglich sind. Und so entsteht in der Bewertung, ob diese sekundären Anpassungen oder die Geißelverhältnisse primärer sind, ein Wettstreit. Nach dem aber, was wir über die Konstanz der Geißelverhältnisse wissen, und nach dem, was Ref. selber in seinen „Studien über die Schwärmer einiger Grünalgen“, Stuttgart 1907, an über 10000 Schwärmern sah, scheinen die Geißelverhältnisse an den immerhin sehr plastischen Monaden das relativ Konstanteste zu sein. Und Arten, die in bunter Folge einmal eine, einmal zwei Geißeln haben, normale Verhältnisse vorausgesetzt, gibt es nicht, und auch Gattungen, die Arten mit einer und Arten mit zwei Geißeln umschließen, sind kaum als sehr einheitlich zu bezeichnen, nach allem, was wir über die Geißelverhältnisse und ihre Konstanz bei anderen Flagellatenreihen wissen. Und es wäre merkwürdig, wenn gerade die Coccolithophoraceen eine Ausnahme machen sollten. Ref., der selber das Geißelsystem ausgebaut hat, hat es immer wieder nicht als ein gesichert Definitivum, sondern eben als das unter den bestehenden Kenntnissen am meisten den natürlichen Verhältnissen gerecht werdende bezeichnet. Schließlich haben alle Systeme doch nur einen Wahrscheinlickeitswert. A. PASCHER.

Johannes Buder: Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56, 1915 p. 529—584.

Thiospirillum jenense gehört zu den Purpurbakterien, für die ENGELMANN seine berühmte Lichtfalle konstruierte. Dabei ist es mit seiner Länge von 40—100 μ ein Riese unter den Bakterien. Auch sonst besitzt es mancherlei Eigenschaften, die es dem Verf. reizvoll erscheinen ließ, den Organismus morphologisch und physiologisch eingehend zu untersuchen.

In morphologischer Beziehung wurde festgestellt, daß das Bakterium nicht nur in bezug auf die schon bekannte einseitige Lage des Geißelschopfes polar gebaut ist, sondern daß auch das Geißelende stärker zugespitzt ist als das geißellose, ferner, daß am Geißelende stets eine auffallende schwefelfreie Zone vorhanden ist. Der Geißelschopf ist aus einer ganzen Reihe, wahrscheinlich bis zu 20 Einzelgeißeln, zusammengesetzt.

Nach einigen Mitteilungen über das Vorkommen in der Natur und die Kultur im Laboratorium geht der Verf. auf die Bewegungsweise genauer ein. Zunächst wird die schon von BÜTSCHLI gemachte Erfahrung bestätigt, daß sich *Th. jenense* ebenso gut vor- wie rückwärts bewegen kann. Da das der sonst allgemein gültigen Regel widerspricht, daß unipolar begeißelte Organismen auf die Dauer nur nach einer Seite schwimmen können, so wurde das Verhalten der Geißeln beim Schwimmen in beiden Richtungen untersucht. Die Beobachtungen wurden mit Hilfe der Dunkelfeldbeleuchtung durchgeführt. Dabei kam es darauf an, die Geißel auch im Augenblick der Bewegungsumkehr beobachten zu können. Das wurde

sehr erleichtert durch die schon von ENGELMANN festgestellte Tatsache, daß die im allgemeinen nach einer Verdunkelung auftretende Umkehr auch schon durch Ausschaltung der ultraroten Strahlen allein ausgelöst werden kann. Der Verf. brauchte also bloß eine Küvette mit einer Eisensulfatlösung in den Strahlengang seiner Lichtquelle zu bringen, um die Reaktion hervorzurufen, ohne zugleich die Helligkeit des Gesichtsfeldes wesentlich herabzusetzen. Der Schilderung der Geißeltätigkeit von *Thiospirillum* ist ein Abschnitt über die der Chromatien vorangeschickt, weil hier die Verhältnisse in wesentlichen Punkten ähnlich, aber doch etwas einfacher liegen. Der Verf. fand die BÜTSCHLI'sche Vorstellung von der Tätigkeit der Geißel hier vollständig bestätigt. Für *Thiospirillum* ergibt sich folgender prinzipieller Unterschied. Bei der Bewegung mit vorn befindlicher Geißel wird diese nicht dem Körper voran getragen, sondern ist über ihn nach rückwärts gebogen und beschreibt um die Körperspitze einen glockenförmigen Schwingungsraum. Der Übergang von der einen Schwingungsform in die andere geht ganz plötzlich vor sich, was dem Vorgange eine verblüffende Ähnlichkeit mit dem „Überschnappen“ eines Regenschirmes gibt.

In dem letzten Kapitel wird die Beantwortung von Lichtreizen behandelt. Kurz berührt wird die Abhängigkeit des Reaktionsausfalles von Veränderungen des Reizmittels. Während bei schwachen Intensitäten eine Verminderung zur Umkehrreaktion führt, eine Vermehrung um den gleichen Betrag aber gänzlich erfolglos bleibt, gilt für hohe Intensitäten gerade das Umgekehrte. Ferner zeigte sich, daß die Reizschwelle bei verschiedenen Intensitäten nicht prozentual übereinstimmt, so daß das WEBER'sche Gesetz für Unterschiedsempfindlichkeit innerhalb des verglichenen Bereiches keine Gültigkeit hat. Sehr gut reagierte *Thiospirillum* bei Versuchen, ihn in der Lichtfalle anzusammeln. Das Auffallendste dabei ist der wesentliche Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Chromatien. Während diese an der Grenze zwischen hell und dunkel das bekannte kurze Zurückschrecken zeigen und dann wieder vorwärts zu kommen suchen, kehrt *Thiospirillum* einfach um, durchquert von neuem das Hellfeld und kehrt an der entgegengesetzten Grenze wieder um. Da es dabei seine Richtung ganz regelmäßig beibehält, ist es ein Leichtes, etwa 50 Hin- und Herfahrten zu beobachten. Trotzdem braucht die einfache Umkehr der Thiospirillen nicht in prinzipiellem Gegensatze zu der Schreckbewegung der Chromatien zu stehen. Die für beide Erscheinungen gemeinsame Grundlage ist die durch bestimmte Reize erfolgende Umkehr der Rotationsrichtung der Geißel; von sekundären besonderen Eigentümlichkeiten der betreffenden Organismen hängt es ab, wie das Bild der Reaktion im einzelnen ausgestaltet wird. Wenn man also auch die mannigfaltigen Bewegungsreaktionen der Purpurbakterien von einem einheitlichen Gesichtspunkt betrachten kann, so kann man sie doch nicht alle als Schreckbewegungen bezeichnen, da ja eine einfache Umkehr keineswegs als Schreck gewertet werden kann.

Die interessanteste Tatsache, die die Beobachtungen an der Lichtfalle ergab, war aber folgende. Es zeigte sich, daß stets, wenn das Geißelende voranging, die Grenzlinie nur wenig überschritten zu werden brauchte, um die Reaktion auszulösen, daß aber auf der anderen Seite des Spaltes,

wo das geißelfreie Ende voranging, meist der ganze Körper in den Schatten tauchte, ehe die Rückkehr einsetzte. Dieses Verhalten und der Ausfall mehrerer daraufhin angestellter Versuchsreihen schien nur den Schluß zuzulassen, daß die Empfindlichkeit für den Lichtreiz im Geißelende lokalisiert ist. Nicht ganz eindeutig verlaufene Kontrollversuche an Chromatien veranlaßten aber den Verf. dies Ergebnis noch weiter kritisch zu zergliedern. Es zeigt sich dabei, daß unter Umständen auch Eigentümlichkeiten in der Reizleitung die Lokalisation der Empfindlichkeit vortäuschen könnten, so daß in der Deutung dieser Versuche noch einige Vorsicht geboten ist. Nienburg.

Wilhelm Nienburg: Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Botanik Bd. 8, 1916 p. 161–193.

Das Hauptziel der Arbeit war festzustellen, ob die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien auch an den Spitzen des Fadens erfolgt, wie das FECHNER für den chemischen Reiz gefunden hatte (s. d. Ref. Arch. f. Protistenk. 1915 p. 237). Geprüft wurde das wie üblich mit Hilfe der Lichtfalle. Dabei war es ein großer Vorteil gegenüber den sonst vorwiegend für phototaktische Untersuchungen benutzten Organismen, daß die Oscillarien nicht wie diese rasch in großer Zahl durchs Gesichtsfeld des Mikroskops schwimmen, sondern langsam auf festem Substrat dahin kriechen. Deshalb ist es möglich, einzelne Exemplare aufs Korn zu nehmen und alle Stadien ihrer Bewegung genau zu kontrollieren und zeichnerisch zu fixieren. Dabei wurde festgestellt, daß die Oscillarien fast immer mit einem Drittel bis der Hälfte ihres Körpers aus dem Hellen ins Dunkle tauchen müssen, ehe die Umkehrreaktion eintritt. Das deutete schon darauf hin, daß die Spitzen für Lichtreize nicht besonders empfindlich sind. Die Verhältnisse wurden dann noch genauer analysiert. Zunächst wurde sichergestellt, daß das Hin- und Herkriechen in der Lichtfalle nicht identisch ist mit den gewöhnlichen Pendelbewegungen der Oscillarien, sondern tatsächlich auf phototaktischer Reizbarkeit beruhte. Ferner wurde durch geeignete Abänderungen der Versuche nachgewiesen, daß 1. auch eine gleichzeitige Reizung beider Spitzen und 2. eine längere Zeit (30 Minuten, während sonst die Reaktionszeit 3—6 Minuten betrug) fortgesetzte Reizung der Spitze allein ebenfalls ohne Erfolg bleibt. Es war danach klar, daß die Spitzen als besondere Perzeptionsorgane für den Lichtreiz nicht in Betracht kommen konnten. Nachdem durch weitere Versuche auch noch die Möglichkeit, daß in der Mitte besonders reizempfindliche Stellen vorhanden sind, ausgeschlossen war, blieb nur übrig anzunehmen, daß die Fäden für den Lichtreiz überall gleichmäßig reizbar sind.

OLTMANNS macht in seiner neuen Arbeit „Über Phototaxis“ (Zeitschrift f. Botanik 1917 p. 257) gegen diesen Schluß den Einwand geltend, daß die „Versuche bei stärkeren Lichtquellen vielleicht doch noch zu etwas anderen Resultaten geführt hätten“. Er begründet diesen Einwand nicht näher, nach den theoretischen Auseinandersetzungen seiner Arbeit meint er aber offenbar folgendes. Er fand, daß phototaktische Organismen beim Übergang aus einer ihnen angenehmen Lichtintensität in eine ihnen

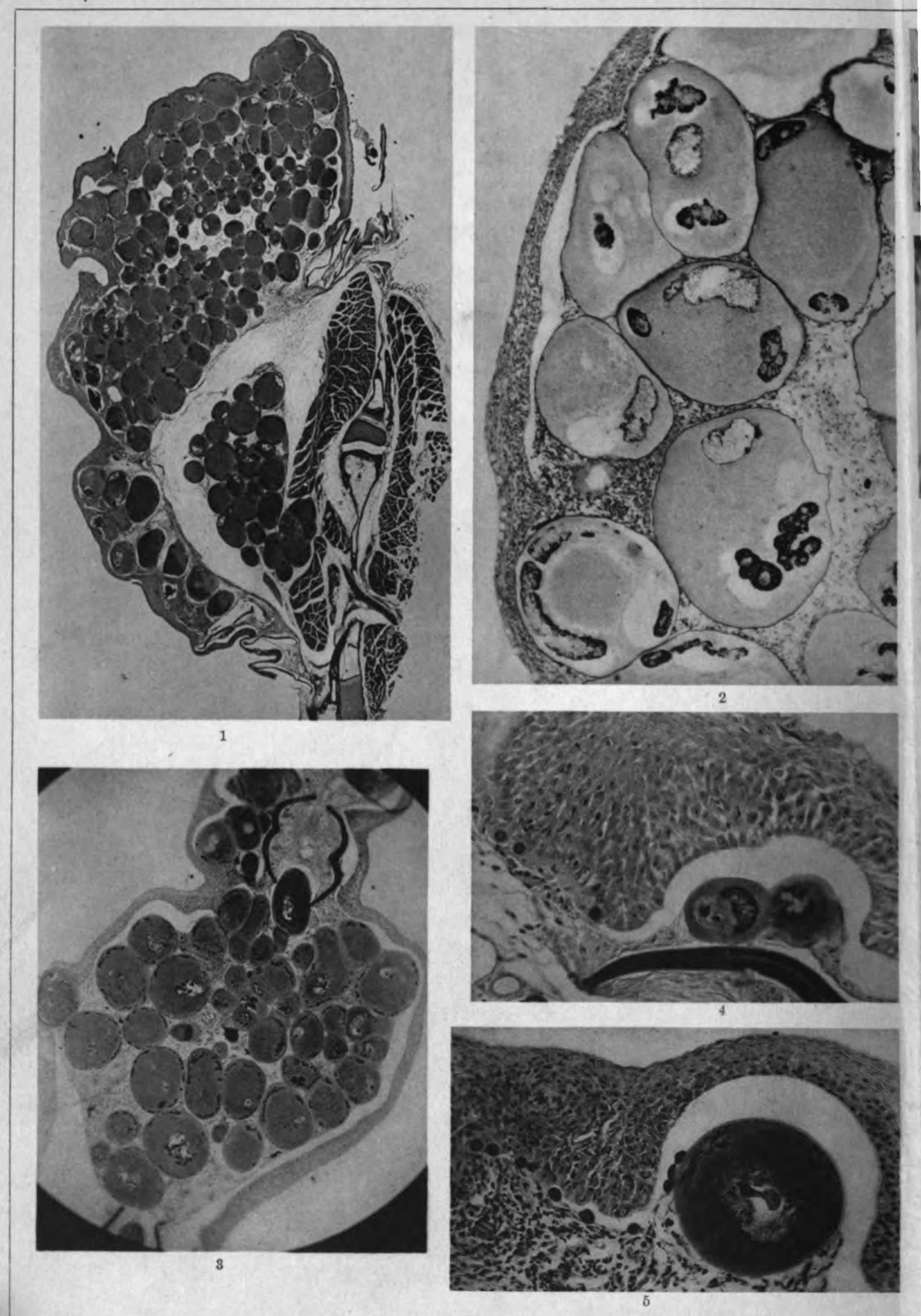
unangenehme um so schneller umkehren, je stärker das Lichtgefälle ist. Er glaubt deshalb, daß mein Hellfeld nur stärker hätte beleuchtet sein müssen (ich benutzte eine 100 kerzige Nernstlampe), um die Oscillarien schon beim Eintauchen der Spitze in die Dunkelheit zur Umkehr zu nötigen. Hierbei übersieht aber OLTMANNS wohl die Bedeutung der Tatsache, daß für die Oscillarien nicht nur der Satz gilt: „Je größer der Reiz, um so kürzer die Reaktionszeit“, sondern auch noch der andere: „Je größer die gereizte Oberfläche, um so kürzer die Reaktionszeit.“ In einer weiteren Versuchsreihe konnte nämlich nachgewiesen werden, daß die Umkehr durchschnittlich 4,8 mal schneller eintritt, wenn man den Faden plötzlich ganz verdunkelt, als wenn er selbst allmählich aus der Lichtfalle herauskriecht und so teilweise verdunkelt wird. Hier wird also die Reaktionszeit verkürzt, obwohl das Reizgefälle dasselbe bleibt, und nur die Größe der gereizten Körperoberfläche sich verändert. Ein Ergebnis, das unverständlich wäre, wenn die Spitzen des Fadens die Hauptperzeptionsstellen für Lichtreize wären.

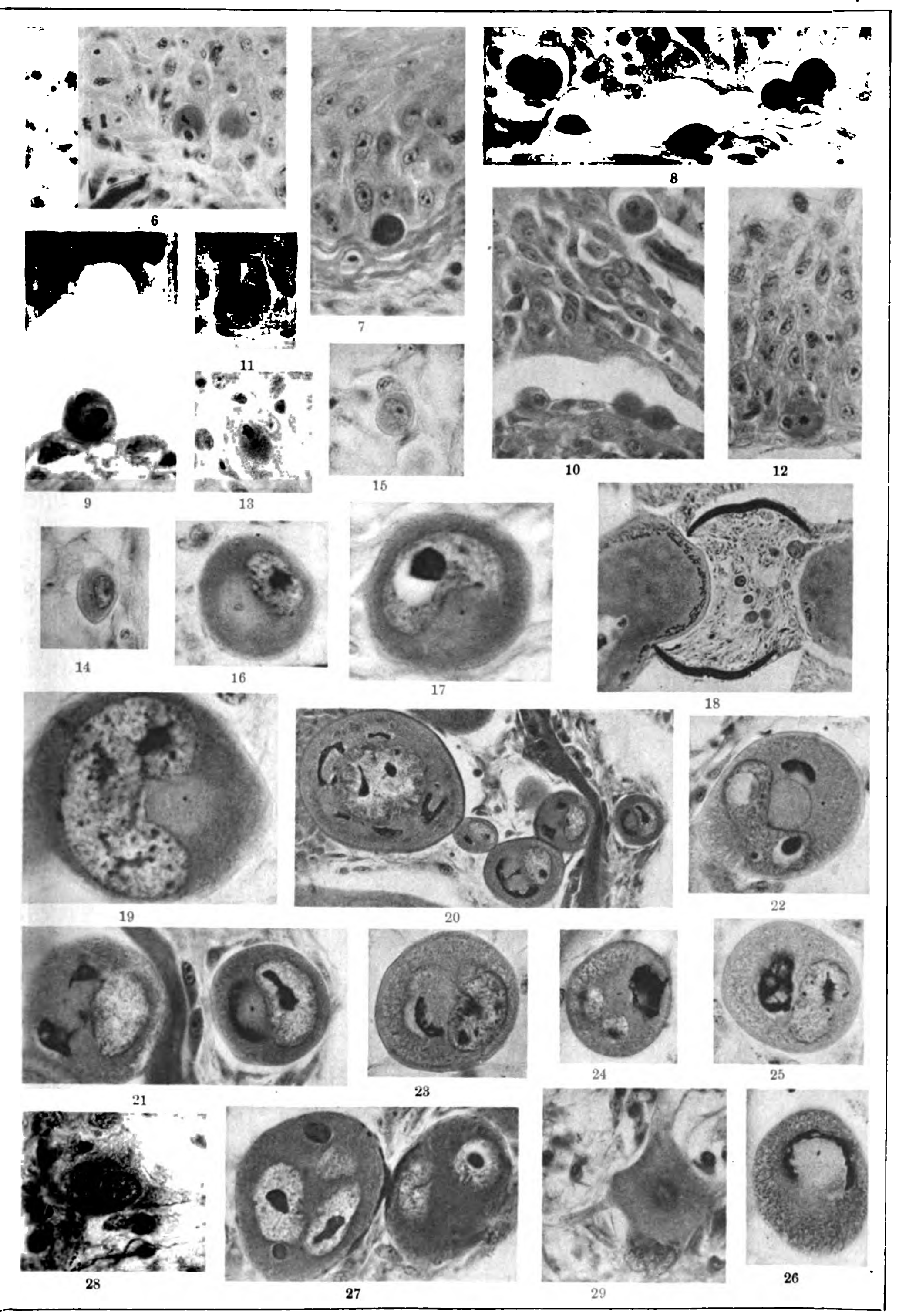
FECHNER hatte für den chemischen Reiz eine Leitung von der vorn liegenden Perzeptions- nach der hinten befindlichen Reaktionszone nachgewiesen. Es fragte sich, ob auch für den Lichtreiz eine solche Leitung anzunehmen ist. Der ganz verschiedene Reaktionsverlauf beim chemischen und beim photischen Reiz deuten darauf hin, daß der letztere nicht als solcher nach der hinten liegenden Reaktionszone geleitet wird. Der Lichtreiz bewirkt nur ein Abstellen des vorn wirksamen Bewegungsmechanismus, worauf dann auf korrelativem Wege der Mechanismus am entgegengesetzten Ende in Gang kommt. Dieser Schluß wurde auch noch experimentell in der Weise geprüft, daß ein Faden längere — über die sonstige Reaktionsdauer weit hinausgehende — Zeit von hinten fast ganz verdunkelt wurde; nur die vordere Spitze blieb dauernd hell. Dann trat keine Reaktion ein, offenbar weil der belichtete, vorn wirksame Bewegungsmechanismus unbeeinflußt blieb, und deshalb auch der Mechanismus am hinteren Ende nicht in Tätigkeit trat, trotzdem dieses verdunkelt war. Der Versuch zeigte gleichzeitig, daß der Dunkelreiz nicht über eine belichtete Strecke geleitet werden kann, was vielleicht auch für andere Organismen gilt.

Schließlich wurden noch eine Reihe von Versuchen mit Rücksicht auf die Frage, ob die Phototaxis durch Richtungs- oder Intensitätsempfindlichkeit bedingt ist, angestellt. Wenn sie diese auch nicht entscheiden konnten, so ergab sich dabei doch die nicht unwichtige Tatsache, daß die Oscillarien auf ganz geringe Schwankungen der Lichtintensität durch Veränderung ihrer Geschwindigkeit reagieren. Bei Einwirkung schwächerer Intensität verlangsamt und bei Einwirkung stärkerer Intensität beschleunigt sich die Bewegung.

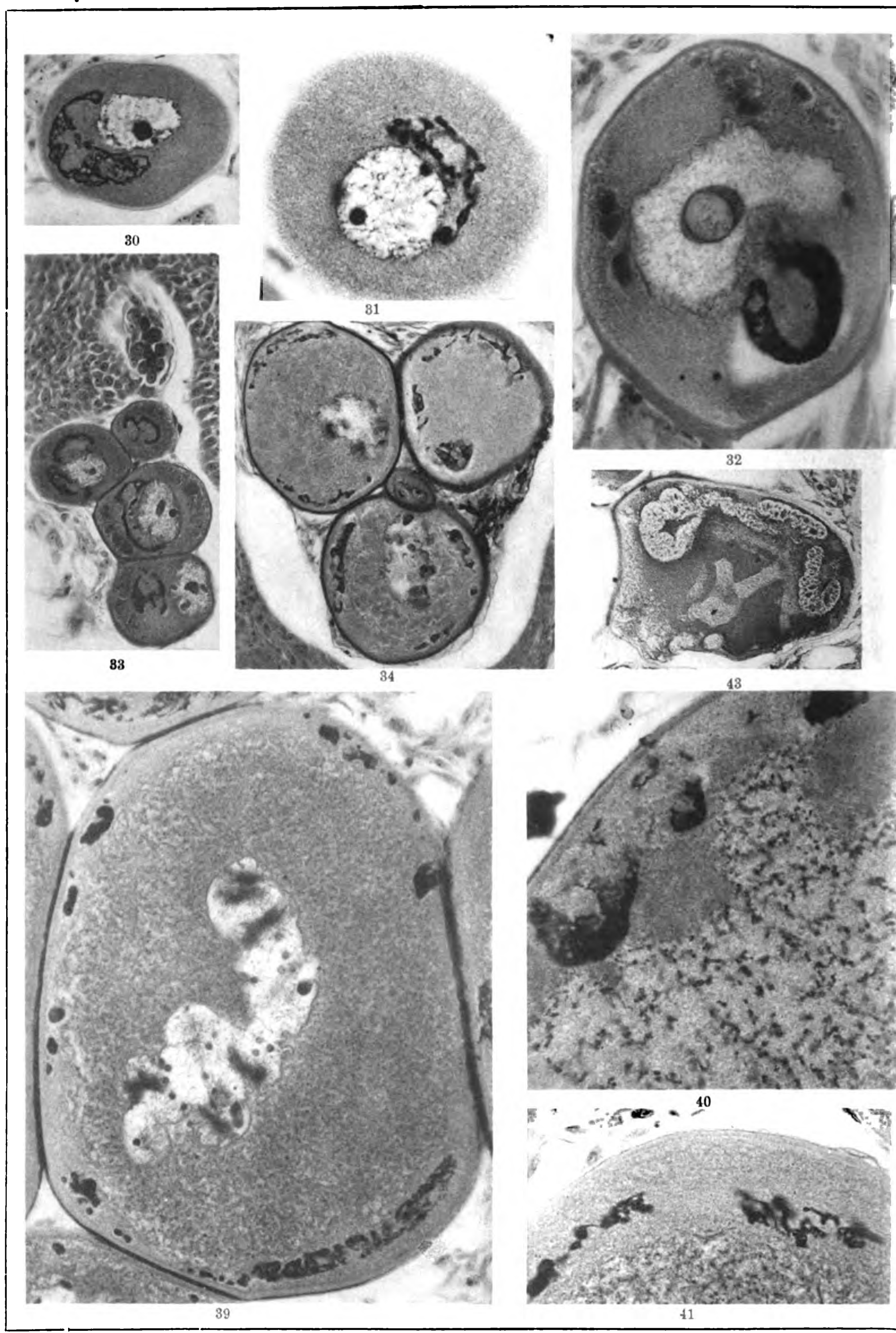
Phototropische Krümmungen waren an den Oscillarien nicht zu beobachten.

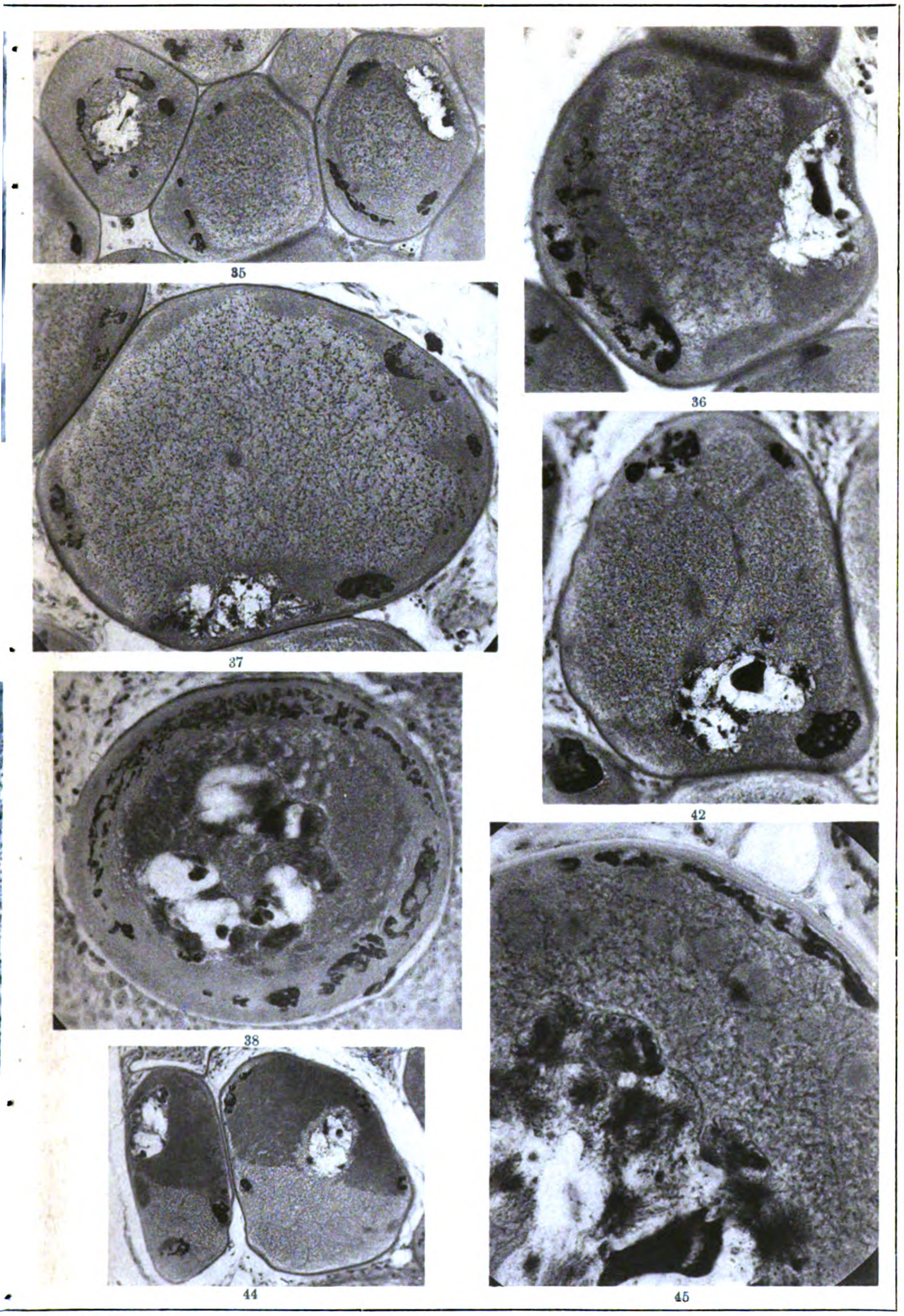
Autoreferat.


1
2
3
4
5



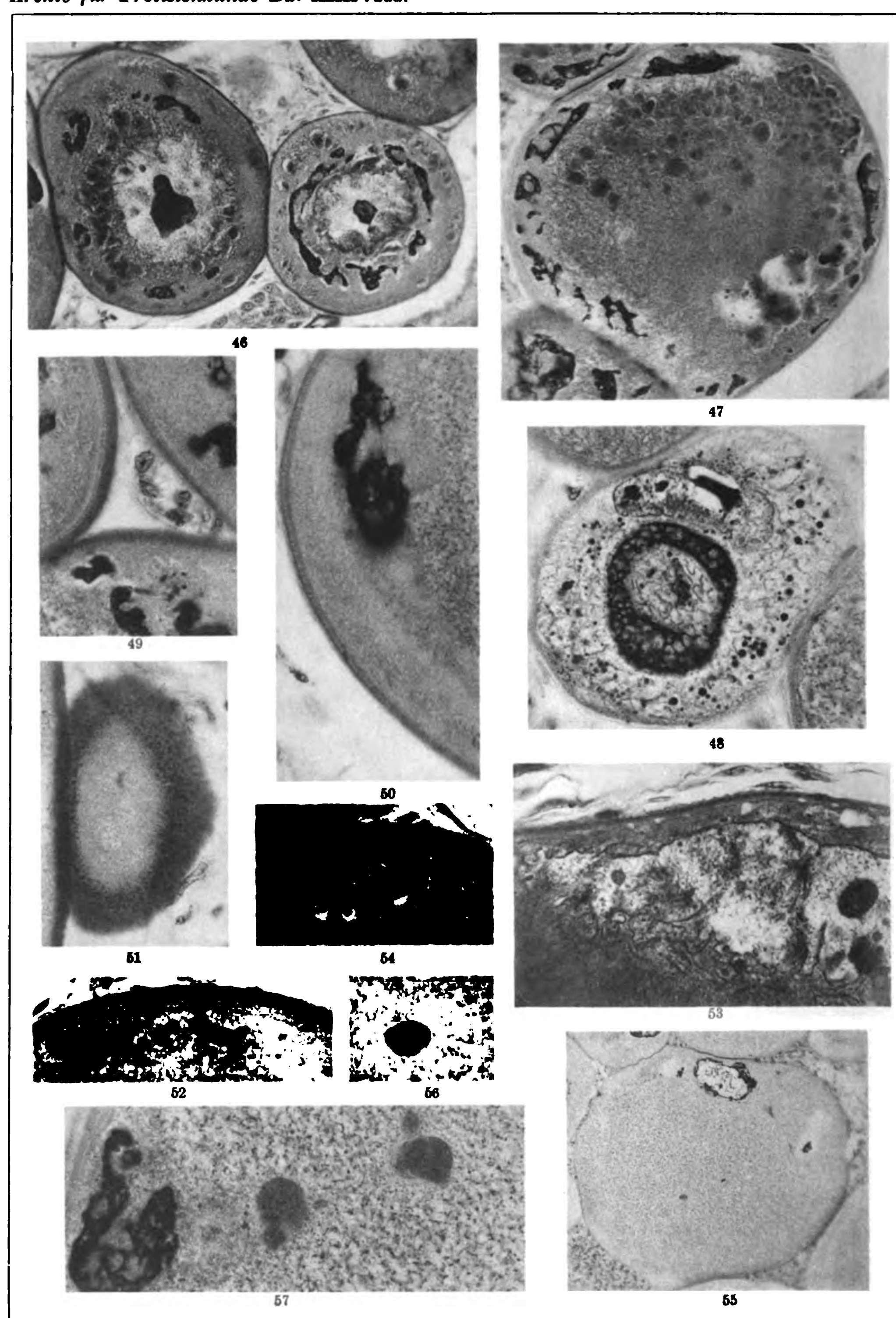
ır Fischer in Jena. J. B. Obernetter, München, repr.


30
31
32
33
34
43
39
40
41



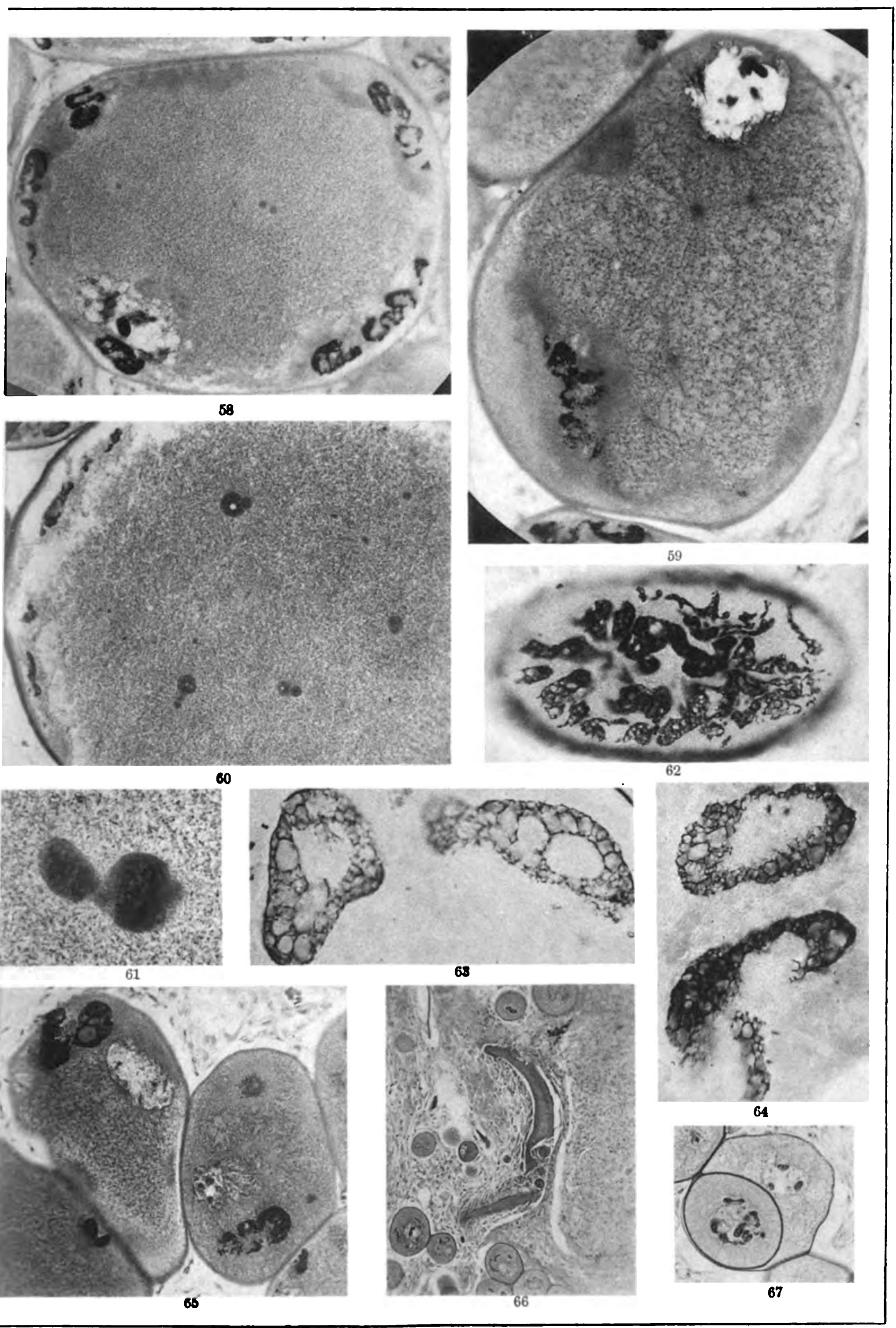
Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, repr.



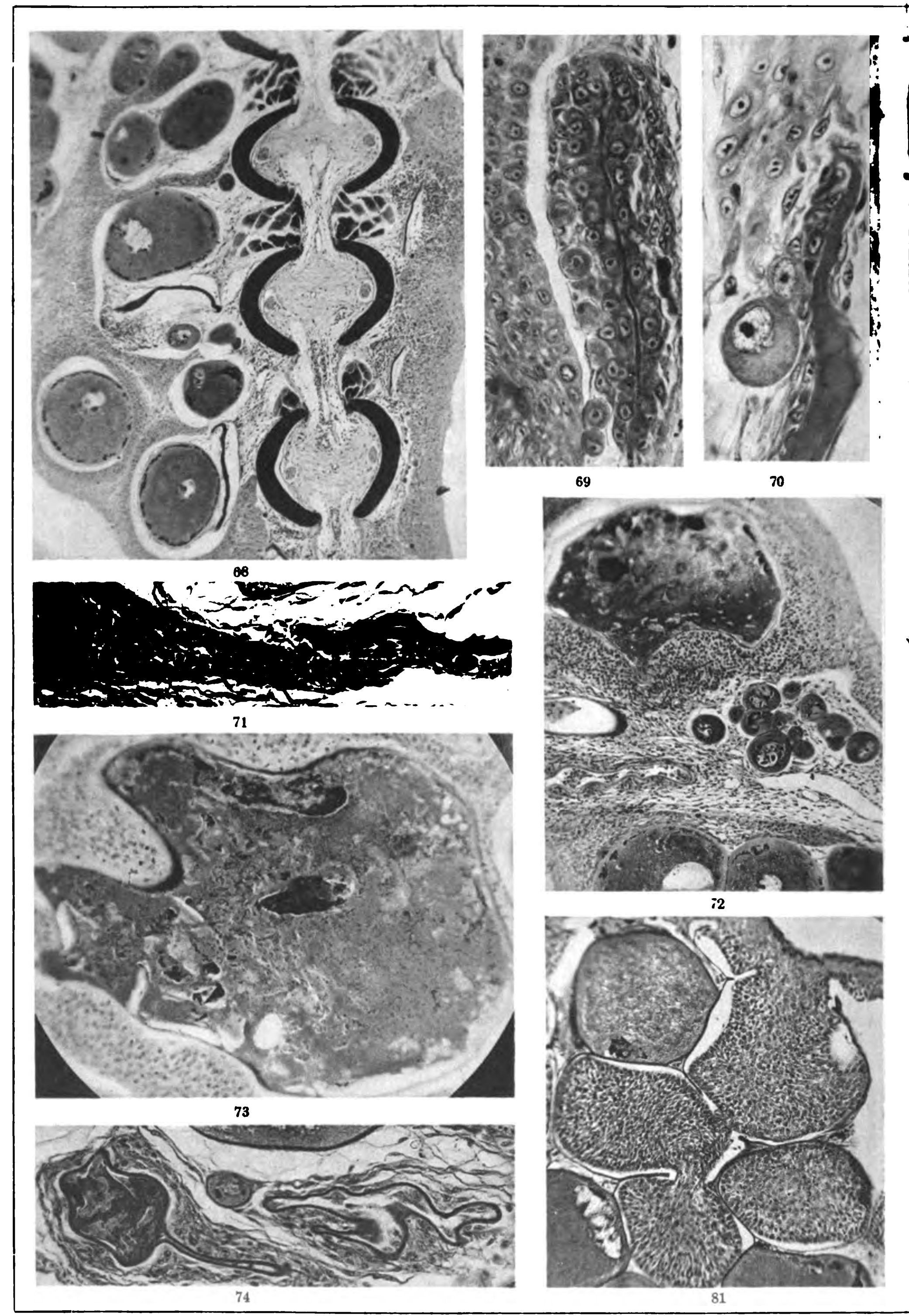
Joseph.

Verlag von Gustav I



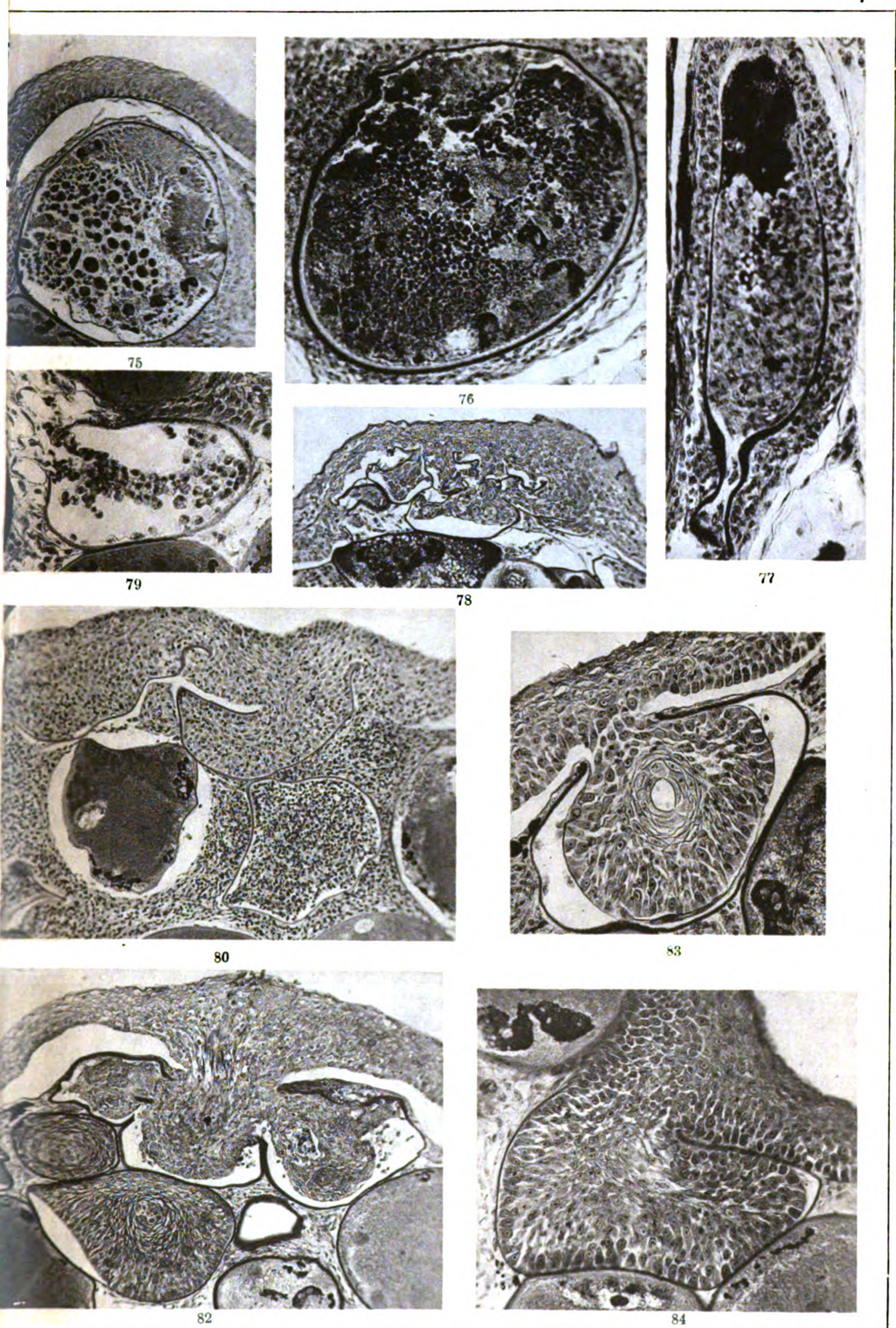
scher in Jena.

J. B. Obernetter, München, repr.

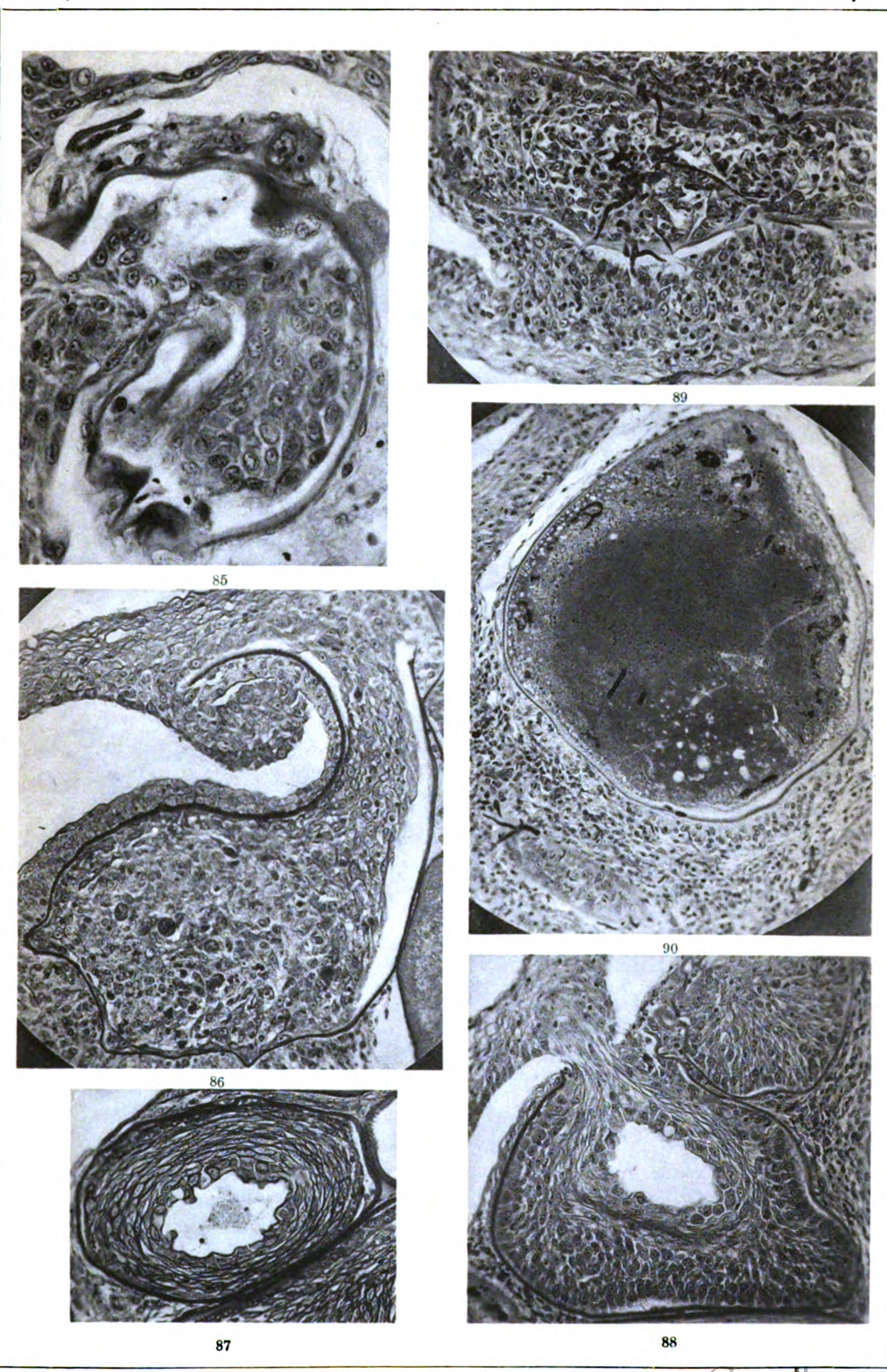


Joseph.

Verlag von Gustav



ischer in Jena. J. B. Obernetter, München, repr.



85

89

90

86

87

88

Joseph.

J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Über den Bau des Plasmas der niedersten Tiere.

Von

Dr. med. et phil. **Paul Vonwiller,**

Prosektor am anatomischen Institut der Universität Würzburg.

(Hierzu Tafel 11 und 12 Textfiguren.)

Inhalt.

I. Einleitung.

Bei Überlegungen über Abstammung und Systematik der ganzen Tierreihe pflegt man heute von denjenigen auszugehen, die man, wohl mit Recht, für die niedrigsten hält, von den Amöben und verwandten Arten.

Aber wir müssen doch bedenken, daß vermutlich auch diese niedersten Tiere seit ihrer Entstehung gewisse Fortschritte in ihrem Bau gemacht haben.

Darwin (78) äußert sich darüber folgendermaßen: „Und wirklich lehrt uns die Geologie, daß einige der niedrigsten Formen, wie Infusorien und Wurzelfüßler (Rhizopoden) bereits seit unendlichen Zeiten beinahe auf ihrer gegenwärtigen Organisationsstufe verharren. Dennoch wäre es voreilig, anzunehmen, daß die meisten der vielen jetzt vorhandenen niederen Formen seit den ersten Regungen des Lebens in keiner einzigen Beziehung vollkommener geworden seien; denn jeder Naturforscher, der jemals derartige Wesen, die jetzt für recht tief auf der Stufenleiter stehend gehalten werden, anatomisch untersncht hat, muß über ihre wunderbare und prächtige Organisation erstaunt gewesen sein" (S. 132).

Zu beachten sind auch die Ausführungen von Pascher (94), wonach amöbenähnliche Organismen durch rückschreitende Entwicklung aus höheren Formen entstehen können.

Andererseits bilden unsere niedrigsten Formen wohl den besten Ausgangspunkt für Betrachtungen über den Bau des Protoplasmas.

Jedoch muß man sich darüber verwundern, daß, obgleich also hier ein besonders wichtiger Formenkreis vorliegt, woran die weitgehendsten Schlüsse geknüpft werden, der feinere Bau seines Plasmas erst sehr unvollständig bekannt geworden ist, und nur eine kleinere Anzahl von Forschern sich damit abgegeben haben. Das wird teilweise durch die Schwierigkeit der Untersuchungen erklärt und zum anderen Teil vielleicht durch die irrtümliche Annahme, daß alles Erforschbare an diesen Wesen schon bekannt sei. Dies trifft aber nicht zu. Vieles ist noch zu erforschen und manches scheinbar Bekannte besser zu deuten. Der Bau des Plasmas der niedersten Tiere ist viel komplizierter als man gewöhnlich glaubt.

Was die Schwierigkeiten der Untersuchung anlangt, so lassen sie sich bei geeigneten Methoden teilweise überwinden, und die moderne Technik hat manche Fortschritte erlaubt, so wie es Greeff (10), auf dessen zahlreiche ausgezeichneten Arbeiten wir wiederholt zurückkommen werden, voraussah; er sagt in seinen Studien über Protozoen (1888) S. 9: „Ich glaube in der Tat, daß hier ein reiches und fruchtbringendes Feld der zukünftigen Forschung über die Constitution des Protoplasmas und der Zelle sich eröffnet, zumal wenn es gelingt, die bisherigen optischen Hilfsmittel noch zu verstärken, da die Untersuchung meist an der Grenze des Sichtbaren sich bewegt."

Diese Fortschritte und die dadurch gewonnenen Ergebnisse er-

lauben dann wieder, früher gewonnene, aber teils vergessene oder unrichtig gedeutete Beobachtungen, die in der Fachliteratur niedergelegt sind, zu Ehren zu ziehen und in systematische Ordnung zu bringen.

Bekanntlich setzen sich auch die einfachsten Tiere aus Kern und Zelleib zusammen. So zeigen die im folgenden eingehender untersuchten Formen in allen bisher bekannt gewordenen Zuständen Kerne und Protoplasma. Dem Zug der Zeit folgend hat man aber in neuerer Zeit vorwiegend den Bau der Kerne untersucht (Gruber, Carter, Prowazek, Hertwig usw.). Die Kerne scheinen im Ruhezustand bei allen untersuchten Arten eine ganz bestimmte Form zu besitzen mit nach ständigen Regeln verteilten Bestandteilen. Daher bilden sie eines der wichtigsten Merkmale zur Bestimmung und systematischen Einordnung der niedersten Tiere, besonders der Amöben (vgl. auch Wasielewski und Kühn (30)).

Amoeba proteus besitzt in der Regel einen einzigen Kern von typischer Form, die in Doflein's Handbuch und bei Awerinzew gut wiedergegeben ist.

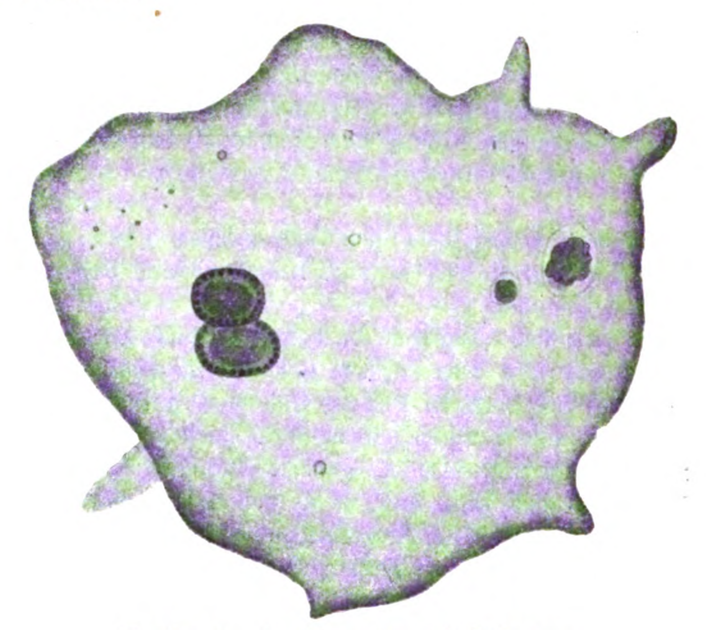
Andere Amöben besitzen andere Kernformen und oft mehrere bis viele Kerne, wie etwa die *Amoeba nobilis* Penard, zu welcher Art nach Herrn Penard's eigener, auf Einsicht meiner Präparate begründeter und auch meiner Ansicht die früher von mir untersuchte vielkernige Amöbe gehört. Zahl, Größe und Anordnung der Teile sind ganz anders als bei *Amoeba proteus*. Ebenso ist das Plasma in gewissen Einzelheiten verschieden.

Nun teilte mir Fräulein Carter brieflich mit, daß sie auf Grund eigener Studien und der Untersuchung meiner Präparate sich die Ansicht gebildet habe, daß meine vielkernigen Amöben auch zur *Amoeba proteus* gehören. Wenn dies richtig sein sollte, so würde man also annehmen müssen, daß bei der Kernvermehrung der typische Kernbau bei *Amoeba proteus* sich ändere. Ohne dies nun grundsätzlich ablehnen zu wollen, möchte ich es doch für unwahrscheinlich halten.

Ich fand neuerdings zweimal zweikernige *Amoeba proteus*, von denen ich eine hier abbilde, und woran die typischen Proteuskerne deutlich zu erkennen sind (Textfig. A, vgl. auch Greeff b S. 138). Damit wäre denn so viel sicher, daß wenigstens zwei typische Proteuskerne im gleichen Tier nebeneinander bestehen können. (Weiteres über Kernfragen siehe bei

SCHUBOTZ.) — Doch soll sich die vorliegende Arbeit nur nebenbei mit dem Bau der Kerne beschäftigen und ihr Hauptuntersuchungsgegenstand der Zelleib sein.

Denn während es nach den Untersuchungen von NÄGLER, VAHLKAMPF, CARTER (7), DOFLEIN usw. sicher ist, daß die normale Kernteilung der Amöben nach einer bestimmten Teilungsart vor sich geht, welche der Kernteilung anderer Protozoen und der Metazoen verwandt ist, sind wir über den Bau des Plasmas im ganzen viel weniger eingehend unterrichtet und wollen uns gleich diesem Gegenstande zuwenden.



Textfig. A. *Amoeba proteus* mit 2 Kernen.

Das Plasma scheint unmittelbarer von der nächsten Umgebung des Körpers beeinflußt zu werden, als der im Innern gelegene Kern.

Seine Grenzschicht ist in Berührung mit der Umwelt. Pseudopodien ragen in die Umgebung hinein, Nahrungskörper werden in das Innere aufgenommen, die Reste wieder ausgestoßen, die pulsierende Blase entleert Flüssigkeit nach außen, auch bei mit einer dicken Haut versehenen Amöben (PENARD, 1904), Vitalfarbstoffe dringen hinein und setzen sich auf den verschiedensten Inhaltskörpern fest.

Deshalb war es besonders spannend, Vertreter der drei großen Lebenstypen: frei, saprophytisch und parasitisch lebender niederster Tiere auf den Bau ihres Plasmas zu untersuchen und das Gemeinsame und das Besondere daran näher kennen zu lernen; überdies konnte *Aethalium septicum* in allen Formen seines Lebenszyklus untersucht werden.

Untersucht wurden:

Amoeba proteus Pall.
Pelomyxa palustris Greff
Actinosphaerium eichhorni Ehrbg.
Aethalium septicum (= *Fuligo varians*)
Plasmodiophora brassicae Woron.

sowie einzelne andere Protozoen (*Volvox*, *Frontonia*, *Paramaecium*) und Hefepilze.

Dann galt es ferner Stellung zu nehmen zu den bisher vertretenen Lehren vom Bau des Protoplasmas, besonders Bütschli's Wabentheorie und der Mitochondrien-Sphaeroplastenlehre der neueren Forscher, welch letztere noch nicht in weitere Kreise der Protozoenforscher gedrungen ist, so daß in dem sonst überaus reichhaltigen Buch von Doflein davon überhaupt nicht die Rede ist.

Mit größter Vorsicht verwendet, dürften dann die Ergebnisse dazu dienen, zu entscheiden, was wesentlich und was Zutat, was typisch, allgemein gültig und vielleicht auch was phylogenetisch älter und was später hinzu erworben sei. Nur was allen Amöben und anderen niedersten Tieren gemeinsam ist, dürfte mit einiger Sicherheit als schon ursprünglich vorhanden gewesen gelten.

II. Technik.

A. Allgemeines.

Es wurde das Hauptgewicht auf die Beobachtung der lebenden Tiere im ungefärbten und lebendgefärbten Zustand gelegt. Nur was im lebenden Zustand sichtbar war, wurde an fixierten Präparaten als im Leben sicher vorhanden angenommen.

Die Beobachtung der lebenden kleineren Objekte geschah mit Lupe und Mikroskop, in Schalen und auf dem Objektträger, im hängenden Tropfen und zwischen Deckglas und Objektträger bei gestütztem Deckglas oder ohne solches bei geringerem oder stärkerem Druck.

Daß Deckglasdruck allein schon genügt um, ganz gegen Erwartung nicht ein genaueres Bild zu geben, sondern schon ein bedeutend verzerrtes, hat Fauré (80) gezeigt. In diesem Fall verwandeln sich die Sphäroplasten in gewissen Protozoen in Vakuolen und täuschen ein Wabenwerk vor, das aber eben als pathologische Erscheinung gewertet werden muß (z. B. S. 486).

Also kann man nur durch vielfältige, immer wieder abgeänderte Untersuchungsarten einen richtigen Eindruck vom lebenswahren Normalzustand des Zelleibes bekommen. Durch Vergleichen der Beobachtungen des lebenden ungefärbten, lebend gefärbten absterbenden, toten, fixierten, ganzen oder in Schnitte zerlegten und gefärbten Tieres wird es möglich sein, ein immer treueres Bild von den wahren Verhältnissen zu bekommen.

Ich habe auch mit Erfolg versucht, die Vorteile verschiedener Methoden am gleichen Objekt zu vereinigen, z. B. eine Vitalfärbung zu konservieren und noch eine der gewöhnlichen Kernfärbungen daraufzusetzen, — ein Verfahren, das im Gebiet der Urtiere neu sein dürfte und manche Aussichten zu weiterer Ausgestaltung enthält.

B. Fixierung.

Zur Fixierung verwendete ich mit Vorteil zur Erhaltung der äußeren Form, zur Vorbereitung der Kernfärbung usw. Alcohol absolutus (bei Amöben, *Aethalium*). Zur Fixierung der Lebendfärbung kommt vorläufig hauptsächlich Sublimat und Sublimatosmiumsäure in Betracht. Zur feineren Analyse des Plasmas am fixierten Tier eignen sich besonders Osmiumsäure 2%, Osmiumbichromat (1:4), Formol, Formolbichromat, Formolalkohol. Nach Behandlung mit Formolalkohol kann man die Schnitte nachbeizen mit Kalibichromat, wenn nötig bei erhöhter Temperatur.

C. Die Färbung.

Es wurden zwei Arten der Färbung in ausgedehntem Maße verwendet:

I. die Lebendfärbung.

II. die gewöhnlichen Färbemethoden.

Über die Lebendfärbung wird im Kapitel *Actinosphaerium* und beiläufig auch in den übrigen speziellen Abschnitten berichtet.

Von den gewöhnlichen Färbemethoden wurden verwandt:

a) die allgemein gebräuchlichen Kern- und Plasmafärbungen: Alaunkarmin, Hämatoxylin-Eosin usw.,

b) elektive Plasmafärbungen, besonders Mitochondrienmethoden:

1. Hämateinfärbung nach O. SCHULTZE (92),
2. HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylinmethode,
3. KULL's Mitochondrienmethode (86).

Gefärbt wurden Ganzpräparate und Schnitte.

D. Einbettung.

Zur Einbettung kleiner Tiere (Amöben, Actinosphärien usw.) bediente ich mich zweier Methoden.

Die erste lehnt sich an die in (29) meiner früheren Arbeit über den Bau der Amöben (Seite 11) beschriebene an. Anstatt der ungeformten Salamanderhautstückchen bediente ich mich aber der abgestoßenen Haut von den Füßen des Tieres und spritzte mit einer feinen Pipette die Amöben in die Finger dieses Handschuhs. Dann wurde das proximale Ende mit Pinzette abgeklemmt, abgeschnitten und der ganze Fingerling mit Inhalt aus dem verdünnten Alkohol in Alcohol absolutus übertragen, der die Salamanderhaut steif macht, so daß man das Objekt mit Pinzette in Intermedium und Paraffin bringen kann.

Die zweite, einfachere Methode lehnt sich an die SCHULTZE'sche Kollodiumparaffinmethode an. Die nach den verschiedensten Methoden vorbehandelten Tiere werden nach dreimaliger Behandlung mit Alcohol absolutus in ein Gemisch gleicher Teile von Alcohol absolutus und Kollodium gebracht. Ein Tropfen Paraffin wird auf einen Objektträger gesetzt und in der Mitte des Tropfens mit einem kleinen Löffel oder der Spitze eines Skalpells eine Höhle angebracht. Das überflüssige Paraffin wird entfernt, so daß nur ganz dünne Wände stehen bleiben. Ein Tropfen Kollodiumalkohol mit den Objekten wird mit Pipette in diesen Trichter gesetzt und unter der Lupe nachgesehen, bis die anfänglich in wirbelnder Bewegung sich drehenden Objekte sich gesetzt haben. Dann wird der Trichter vom Objektträger abgelöst, Chloroformdämpfe ausgesetzt, in flüssiges Chloroform übertragen und mit Paraffin behandelt. Das flüssige Chloroform löst den Paraffintrichter auf und besorgt damit gleichzeitig den Übergang vom Chloroform zum Chloroformparaffin. Der gehärtete Kollodiumtropfen mit den eingeschlossenen Objekten wird mit dem Löffel weiter transportiert.

Andere Objekte wurden je nach Bedarf durch Chloroformparaffin oder auch direkt aus Chloroform in zweimal gewechseltes Paraffin vom Schmelzpunkt 45° und dann in solches vom Schmelzpunkt von 62° gebracht und in solchem ausgegossen und in fließendem Wasser abgekühlt. Der Aufenthalt im Paraffin wurde möglichst kurz gestaltet, bei kleinen Objekten etwa 1/4 Stunde.

Alle Stufen des Verfahrens wurden nach Möglichkeit mikroskopisch überwacht.

Die eingebetteten Objekte wurden mit einem Mikrotom von SCHANZE in Schnitte von 5—2 μ zerlegt, mit Eiweißglycerin oder Nelkenölkollodium aufgeklebt und gefärbt.

E. Einschluß.

Die Präparate wurden in Glycerin, APATHY's Gemisch,[1]) Euparal oder Balsam eingeschlossen.

III. Der Bau des Plasmas der Amöben.

Das Material entstammte den Aquarien des zoologischen Instituts.

Die nahen Beziehungen des Plasmas zur Außenwelt machen die Frage seiner äußeren Begrenzung zu einer Hauptfrage. Sind die Amöben von einer äußeren Haut eingeschlossen?

Das ist bis jetzt für *Amoeba proteus* und viele verwandte Formen unentschieden. DOFLEIN behauptet in seinem Lehrbuch (S. 561): „Die Amöben sind stets nackt, d. h. sie besitzen weder Membranen noch Hüllen oder Gehäuse.“ Nun kennt man aber, und in neuerer Zeit besonders durch die Arbeiten von PENARD (22, 23) und GROSSE-ALLERMANN (15) eine ganze Gruppe von Amöben, die eine deutliche, dicke Haut besitzen, aus der man durch Druck den ganzen Inhalt auspressen kann, so daß sie als leerer Sack zurückbleibt. Es sind dies die sog. Erdamöben, *Amoeba terricola* und verwandte Arten.

Für das Vorhandensein einer allerdings viel dünneren und schwerer sichtbaren Haut bei Süßwasseramöben, die sich aber doch, ebenso wie bei *Terricola*, durch Auspressen des In-

[1]) 50 g Gummi arabic., 50 g Zucker, 50 ccm 1 % Formollösung.

halts darstellen läßt, spricht sich Greeff (14) aus (f. Biol. Zentralbl. Bd. XII S. 375) und zwar so, daß ihre Gegenwart einen allgemeinen Charakter dieser Organismen bilde". — Ferner auch Auerbach (2) (S. 384, 418, 420 usw.), Bütschli (75), (Schäume S. 202—203).

Auf Grund meiner Beobachtungen schließe ich mich bestimmt dieser Ansicht an. Beim Zerdrücken von *Amoeba proteus* beobachtete man das Ausfließen des Plasmas nur an einzelnen Stellen, da wo eben die Haut durchlöchert worden ist. In dem zurückbleibenden Sack kann man oft noch einzelne Plasmabestandteile durch Druck auf das Deckglas hin- und herrollen und sie dabei an der Wand des Sackes anstoßen sehen. Überdies läßt sich die Haut zerquetschter Amöben leicht mit Methylenblau färben und die so gefärbten, mannigfach gefalteten Reste lassen sich durch Druck auf das Deckglas im Wasser hin- und herschwenken.

Penard hat beobachtet, daß sich bei *Amoeba terricola* die dicke Haut mit Methylenblau vital färben läßt.

Die gleiche Methode eignet sich auch für die Färbung der viel dünneren Haut der *Amoeba proteus* während des Lebens. Bringt man lebende *Amoeba proteus* in ziemlich konzentrierte Methylenblaulösung (mehrere Platinösen 1 % Lösung zu 1 Tropfen Wasser), so zeigt sich sogleich ein blauvioletter scharfer Rand um das ganze Tier. Zerdrückt man es, so kann man die Entleerung des ungefärbten Inhalts aus dem gefärbten Sack verfolgen, dessen Farbe an Falten und Runzeln, wo die Haut mehrfach übereinander liegt, noch besonders deutlich zu sehen ist. Die einzelnen Hautfetzen kann man durch Druck auf das Deckglas im umgebenden Wasser hin- und herbewegen und so von den verschiedensten Seiten betrachten. Auch mein verehrter Vorgesetzter Prof. O. Schultze überzeugte sich vom Vorhandensein einer Haut bei dieser Amöbenart.

So muß es nach meiner Ansicht für sicher gelten, daß *Amoeba proteus* eine dünne, sehr elastische, vital und sofort nach dem Zerquetschen mit Methylenblau färbbare Haut regelmäßig besitzt.

Wenn damit für *Amoeba proteus* das Vorhandensein einer Haut sichergestellt ist, so erhebt sich die weitere Frage, ob und wie sie für Stoffe ihrer Umgebung durchlässig sei. Daß sie bei *Amoeba proteus* z. B. für gewisse Vitalfarbstoffe leicht durchlässig ist (z. B. für Neutralrot, Bismarckbraun), geht aus den Beobachtungen früherer Forscher und aus meinen eigenen mit Sicherheit hervor.

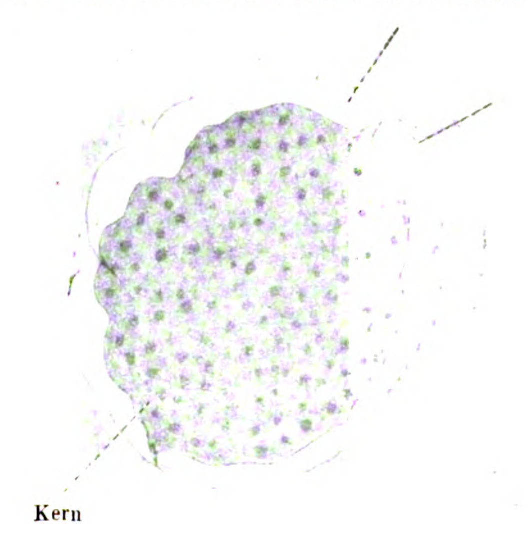
Daß sogar die dicke Haut der Erdamöben ebenfalls

l e i c h t d u r c h l ä s s i g i s t, z. B. für Neutralrot, soll im folgenden gezeigt werden. Fig. 1 (Taf. 11) zeigt das Bild einer von mir mit Neutralrot gefärbten *Amoeba terricola*, die ich von Herrn PENARD liebenswürdigerweise geschenkt erhalten hatte. Wir sehen, daß sich im Innern zahlreiche Inhaltskörper gefärbt haben [Nahrungsballen, „Tröpfchen“ mit darin enthaltenen Körnchen, vgl. GROSSE-ALLERMANN (15) (S. 226), ferner PENARD (22) S. 183 ff.].

Daß aber nicht nur diese weichen Häute der Amöben sondern a u c h d i e s t a r r e n M e m b r a n e n d e r H e f e p i l z e für gewisse S t o f f e l e i c h t d u r c h l ä s s i g s i n d, wollen wir später noch genauer untersuchen.

Schwieriger als die Feststellung des Vorhandenseins der äußeren Haut ist die Frage nach der Abgrenzung des Plasmas gegen den Kern. Besteht vielleicht hier e i n e i n n e r e H a u t?

Ich neige zu dieser Ansicht; denn untersucht man zerquetschte Amöben, so trifft man oft zwischen Kern und Plasma einen Spalt-



Textfig. B. *Amoeba proteus*.

raum an, der Kern ist dabei scharf begrenzt, offenbar von seiner Kernmembran, ebenso wird aber der Spaltraum auf seiner äußeren Seite durch eine scharfe Linie abgegrenzt, die sich sogar unter Umständen mit Methylenblau etwas färben läßt. Zwischen dem Kern und dieser Grenzlinie bestehen zuweilen noch strangförmige Verbindungen (Textfigur B).

Nach PRENANT (39) (Bd. I S. 91—94) bildet das Plasma feine Membranen zur Abgrenzung gegen alle Inhaltskörper, Kern, Vakuole, Einschlüsse usw. Man muß also nach dem Obigen zum mindesten den Verdacht äußern, daß eine solche innere Grenzmembran vorhanden sei. AWERINZEW (4) (1907 S. 116) beschreibt bei *Amoeba proteus* und *Arcella vulgaris* eine protoplasmatische und eine eigentliche Kernmembran.

Nachdem wir uns so mit den äußeren und inneren Grenzen des Amöbenprotoplasmas bekannt gemacht haben, wollen wir uns dem Inhalt zuwenden. Dabei soll das Hauptaugenmerk auf die Plasmosomen, Sphäroplasten oder Mitochondrien gelenkt werden.

Aber ich möchte doch nicht unterlassen, außerdem auch noch über die anderen Inhaltskörper eine Reihe von Bemerkungen beizufügen, um einiges Neue mitzuteilen und frühere Angaben zu vervollständigen und andererseits das Verhältnis zu den Plasmosomen näher zu beleuchten.

Unter der Anleitung meines hochverehrten früheren Lehrers, Prof. BOVERI, hatte ich zwei Süßwasseramöbenarten eingehender und mit verschiedenen Methoden untersucht, dabei auch die vermeintlich allbekannte Art *Amoeba proteus* (29) (Arch. f. Protistenkunde Bd. 28, 1913).

Als Fortsetzung jener Arbeit untersuchte ich Amöben auf den Rat meines hochverehrten Lehrers und Vorgesetzten Prof. SCHULTZE besonders auf Plasmosomen (29) (Anat. Anzeiger 48. Bd. S. 485, 1915). Gestützt auf die Forschungen anderer Autoren und die beiden soeben genannten eigenen Arbeiten wollen wir jetzt noch weiter in den Gegenstand unserer Untersuchung eindringen.

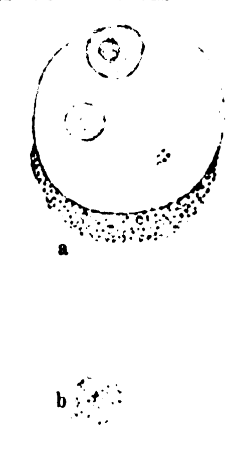
Nahrungsvakuolen.

Die größten Inhaltskörper des Amöbenprotoplasmas pflegen, abgesehen von der maximal erweiterten kontraktilen Blase, die Nahrungsvakuolen zu sein. Ihre Gestalt und Funktion ist schon oft und eingehend, z. B. von HOFER (18) mit **Bismarckbraunvitalfärbung**, untersucht worden. Überdies sind die Vorgänge in den entsprechenden Gebilden bei *Paramaecium* in einer interessanten Arbeit von NIRENSTEIN (69) und KAINSKY mittels **Neutralrotvitalfärbung** verfolgt worden.

Ich kann nun hinzufügen, daß bei Amöben Neutralrot und Brillantkresylblau ganz ähnlich wirken, wie Bismarckbraun bei Amöben und Neutralrot bei Paramäcien. Es gelingt damit, den Körnchenbesatz der Nahrungsvakuolen zu färben. Dabei fiel mir auf, daß zuweilen diese Körnchen nicht regelmäßig in einer Reihe den Vakuolenrand umsäumen, sondern einseitig gehäuft im optischen Querschnitt als Halbmond die Vakuole nur teilweise umfassen (Textfigur C).

Eiweiskugeln.

Die nächst größeren Inhaltskörper sind die Eiweißkugeln, die aber auch in vielen kleineren Exemplaren bis herunter zu 1 μ Durchmesser vorkommen.



Textfig. C. Nahrungsvakuolen mit peripherem Körnchenbesatz.



Textfig. D. Eiweißkugeln. Beginnende Auflösung in verdünnter Kalilauge.

Sie sind am lebenden Plasma durchsichtig. Jedoch werden unter ihnen gelegene Inhaltskörper, z. B. Kristalle, nicht in ihrer wahren Gestalt sichtbar sondern nur verschwommen, weil die Eiweißkugel als Kugellinse wirkt, deren Brennpunkt für unsere Betrachtung ungünstig liegt.

Die Eiweißkugeln sind schon mannigfach untersucht (besonders auch von Schubotz (27) und auch in meiner früheren Arbeit behandelt worden (29). Auffallend ist ihre starke Färbung durch Hämatoxylin (Tafel 11, Fig. 2).

Mit den damals von mir angewandten Untersuchungsmethoden ließen sie sich nicht in einzelne Teile zerlegen. Unterdessen habe

ich aber beobachtet, daß bei der Einwirkung sehr verdünnter Kalilauge sich doch eine deutliche Scheidung in eine umhüllende Membran und darin oingeschlossenen Inhalt zeigen läßt. Ich wandte stark verdünnte (1 Tropfen 35 % Kalilauge auf 1 cm³ Wasser) Kalilauge an und ließ sie auf lebende Amöben wirken. Sie platzen nach kurzer Zeit und das Plasma ergießt sich in die umgebende Flüssigkeit. Die Eiweißkugeln behalten vorlänfig ihre Gestalt, platzen dann aber auch und verschwinden. Zuweilen aber bleibt ein durchsichtiges Häutchen nach dem Ausfließen des Inhalts noch einige Zeit bestehen. In günstigen Fällen beobachtet man auch wie der Lösungsprozeß im Innern der Kugel beginnt (Fig. D), indem ein scharf begrenzter, runder, sich vergrößernder Hohlraum entsteht, bis allmählich der ganze Inhalt gelöst ist und nur noch die leere Membran besteht.

Bemerkenswert ist auch das Verhalten gegen Essigsäure. 1 % Essigsäure greift die Eiweißkugeln an, indem ein meist exzentrisch gelegenes rundes Loch darin entsteht, das ungefähr die Hälfte des Durchmessers der ganzen Kugel mißt. Bei 10 % Essigsäure treten mehrere runde Höhlen in ihrem Innern auf (Fig. D). 50 bis 80 %ige und konzentrierte Essigsäure dagegen verändern die Eiweißkugeln nicht, und nach Behandlung mit konzentrierter Essigsäure wirkt auch die 10 %ige nicht mehr schädlich.

Wie schon aus den Andeutungen früherer Forscher und aus eigenen Beobachtungen zu vermuten war, bestehen also die Eiweißkugeln aus zwei Teilen, dem Inhalt und einer Membran, welche vielleicht ähnliche Bedeutung hat wie die oben beschriebene „plasmatische“ Kernmembran.

Kristalle.

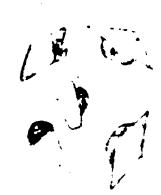
Der Reihenfolge absteigender Größe der Inhaltskörper folgend gelangen wir nunmehr zu den Kristallen (vgl. auch bes. die Arbeit von Schubotz (27)).

Bei den gewöhnlichen Exemplaren, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, waren es scharfkantige, viereckige Doppelpyramiden mit abgestumpften Enden. In den früher hergestellten Präparaten war es mir nicht gelungen, sie zu konservieren. Unterdessen habe ich bemerkt, daß sie nach Fixierung mit gesättigter Sublimatkochsalzlösung und nach Entwässerung mit Alkohol in Euparal erhalten bleiben. Prandtl (25) konnte die Kristalle nach Pikrinessigsäure-Boraxkarminbehandlung konservieren (b, S. 287).

In einer früheren Arbeit (1913) hatte ich eigentümliche mit gefärbter Flüssigkeit gefüllte Kugeln beschrieben, welche bei starker Neutralrotvitalfärbung an den Kristallen auftreten. Dasselbe Bild läßt sich auch mit Brillantkresylblau erzeugen.

Das Auftreten dieser Kugeln bedeutet wahrscheinlich schon eine Schädigung des Plasmas. Im normalen, ungefärbten Plasma sind sie nicht zu sehen (vgl. auch Schubotz S. 37). Fixiert man solche mit Brillantkresylblau vitalgefärbte Amöben mit Sublimatkochsalzlösung, so scheinen nach Verschwinden der flüssigkeitsgefüllten Kugeln die Kristalle tief violett.

Über die Entstehung der Kristalle läßt sich noch nichts Sicheres sagen. Ich will aber einige Beobachtungen mitteilen, welche geeignet sind anzudeuten, wie die Kristalle entstehen. In den Aquarien des zoologischen Instituts trat vereinzelt eine offenbar der *Amoeba proteus* nahe verwandte Form auf. Ihr Körperdurchmesser war etwa 300 μ, Kerndurchmesser etwa 40 μ, mit einem großen runden Binnenkörper vom Durchmesser von etwa 20 μ. Der Kernwand lagen, ganz ähnlich wie bei *proteus*, innen Chromatinkügelchen in einfacher, fortlaufender Schicht an. Im Plasma fehlten die Eiweißkugeln. Zahlreiche Sphäroplasten von etwa 1 μ Durchmesser durchsetzten das Plasma. Die meisten dieser Amöben enthielten einen großen ca. 80 μ im Durchmesser haltenden Bacillenballen im Plasma. Das merkwürdigste aber waren die Kristalle. Sie fielen sogleich durch ihre Größe auf (9—10 μ Länge. 5 μ Breite), überdies durch oft unregelmäßigen Rand. Zwar handelt es sich auch hier um Doppelpyramiden mit stumpfen oder auch spitzigen Enden, allein sie sind oft nicht vollständig; sondern bald der Seite bald dem Ende sitzt ein ungefähr halbkugeliges Gebilde auf von nicht kristallinischer Beschaffenheit. Man sieht auch halbe Kristalle, und zwar bald nur eine einfache Pyramide oder der Länge nach halbierte Doppelpyramiden, wobei an Stelle der fehlenden Hälfte das genannte Knöpfchen steht (Textfig. E). Nun gibt es ältere Angaben von Greeff (10), wonach die Kristalle immer ein solches Knöpfchen besitzen sollen (Greeff 10 S. 136 ff. u. d., S. 10).



Textfig. E. Kristalle mit „Knöpfchen“.

Wir haben höchstwahrscheinlich die Organe vor uns, welche die Kristalle bilden, wobei vorläufig unentschieden bleiben muß, ob es sich um die von Greeff beschriebenen Knöpfchen handelt. Das Gebilde ist mit Sublimat fixierbar und färbt sich dann, wie die Sphäroplasten mit Eosin. Leider erlaubte das zu knappe Material

noch keine weitere Erforschung des Zusammenhangs mit den Sphäroplasten. Aber ein Entstehen von Kristallen auf mitochondrialer Basis wäre nach GUILLERMOND's (83) Untersuchungen über die Entstehung der Carotinkristalle nichts besonders Auffallendes. Nach PRANDTL (25) entstehen sie aus Chromidien.

(Chemische Zusammensetzung siehe bei SCHUBOTZ (27).)

Sphäroplasten.

Damit kommen wir auf unserer absteigenden Reihe zu den Sphäroplasten (Plasmosomen, Mitochondrien).

Hier bewegen wir uns, scheinbar wenigstens, in einem neuen Gebiet. Das schon erwähnte, reichhaltige Lehrbuch von DOFLEIN (77) berichtet nichts über diese Gebilde und die bisher erschienenen Arbeiten über den Gegenstand beschäftigen sich wenig mit Amöben.

Durchsucht man die früheren Schriften über Amöben, so stellt man allerdings fest, daß die von uns Sphäroplasten genannten Bildungen nicht unbekannt waren. Nur fehlten damals die Methoden und zum Teil theoretische Voraussetzungen, die uns heute die Untersuchnng erleichtern und ihre Ergebnisse wertvoller machen, weil wir sie jetzt in bedeutungsvolleren Zusammenhang bringen können.

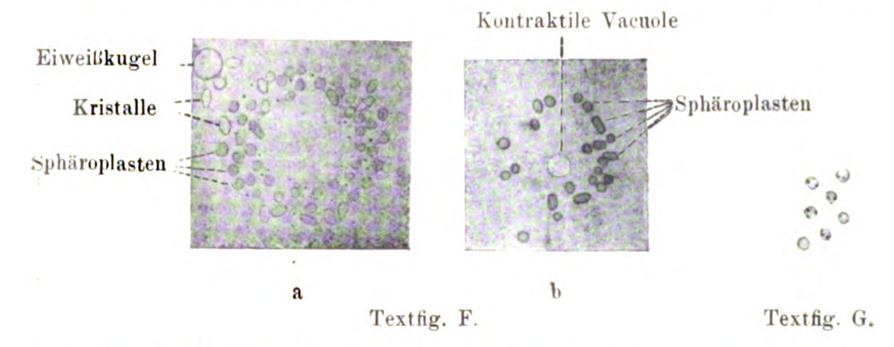
Von diesen älteren Arbeiten sind besonders zu erwähnen diejenige von ZOJA (31), der fuchsinophile Körner bei *Amoeba limax* beschrieben und abgebildet hat (S. 242). FAURÉ-FREMIET (80) (1910) (S. 507) sah Sphäroplasten in lebenden, wahrscheinlich der *Amoeba gorgonia* nahestehenden Formen und stellte fest, daß sie sich mit Osmiumsäure grau färben. Neuestens hat ARNDT (1) (1914) „Mitochondrien" in einer neuen *Amoeba chondrophora* gefunden. Überdies findet sich in der Literatur eine Angabe von METCALF (1910), der in der Nähe der kontraktilen Blase von Amöben auffallend angeordnete Körner sah, die er nicht genau deuten konnte, die wir aber mit ziemlicher Sicherheit für Sphäroplasten ansehen dürfen.

Die wertvollsten Beobachtungen aber, namentlich am lebenden Tier, stammen unstreitig von GREEFF (9—14). Leider sind sie etwas in Vergessenheit geraten, vielleicht weil sie keine die Einzelheiten des Plasmas anschaulich machenden Bilder enthalten und dadurch schwer verständlich sind (vgl. z. B. GROSSE-ALLERMANN (15) (S. 214)). Aber daß GREEFF bei *Amoeba terricola* in den von ihm sog.

Elementarkörnern (d. S. 9, 12) (e. S. 606 u. 607) sicherlich die von uns als Sphäroplasten gedeuteten Gebilde gesehen hat, geht aus seiner Beschreibung unzweifelhaft hervor. In einer Anmerkung berichtet er, daß er sie auch bei *Amoeba proteus* gesehen habe ((12) S. 13 u. (13) S. 608).

Was Metcalf (19, 20) schildert ist nun nicht eine Ausnahme, sondern bei *Amoeba proteus* durchaus die Regel. Wenn man mit genügender Blendung die Gegend der kontraktilen Blase von *Amoeba proteus* absucht, so kann man schon mit Leitz Objekt 7 deutlich eine Zone schwach lichtbrechender, dicht beieinander liegender, ungefähr gleich großer Körner sehen, besonders deutlich wenn man den Tubus von der scharfen Einstellung auf den Vakuolenrand aus langsam hebt und die dünne Plasmaschicht zwischen Vakuole und Körperfläche untersucht. Greeff schildert ebenfalls diesen Befund sehr anschaulich bei *Amoeba terricola* (Greeff (12) S. 12, (13) S. 607).

Bei Immersion wird das Bild noch deutlicher. Man stellt auch leichte Verschiedenheiten in der Form fest. Die meisten Körner sind rundlich, einzelne unregelmäßig bis länglich. Durchsucht man den Zelleib, so findet man allenthalben, zuweilen bis in den hyalinen Saum der Pseudopodien hinein, ähnliche Körner verstreut. Es findet keine Anhäufung in der Nähe des Kernes statt. Durch ihren



Textfig. F. Textfig. G.

matten, graulichen Ton unterscheiden sie sich von den glänzenden, grünlichen Eiweißkugeln, deren kleinere und kleinste bis zur Größenordnung der Sphäroplasten herabsteigen und noch kleiner sind. Der durchschnittliche Durchmesser der Sphäroplasten beträgt 1 μ (Textfig. F a).

Auffallend ist die schon von Metcalf gesehene Anordnung in einer dichten einreihigen Schicht am Rand der kontraktilen Blase. Wie er, so sah ich auch, wie bei Verkleinerung der

Vakuole dabei der vorher einreihige Sphäroplastenbesatz mehrreihig wurde.

Bei stark gepreßten Tieren weichen die Sphäroplasten seitlich aus und das Feld über der Vakuole zeigt nur noch hyalines Plasma. Beim Zerfallen der Amöben, z. B. durch Druck, habe ich bemerkt, daß die Sphäroplasten allerdings noch schwerer sichtbar werden, als sie es innerhalb des lebenden Tieres schon waren. Aber in dieser schattenhaften Gestalt bleiben sie stundenlang erhalten ohne ihre Gestalt zu verändern. In ihrem Innern können dabei winzige Körnchen (Textfig. G) auftreten, wie es auch Fauré-Fremiet bei seinen Untersuchungen fand. Daß sie aber sich in Vakuolen verwandeln, wie es dieser Forscher bei seinen Objekten besonders bei Paramäcien sah, habe ich bei den Amöben nie mit Sicherheit gesehen. Die Sphäroplasten der Amöben sind offenbar sehr formbeständig.

Die Sphäroplasten können fixiert und gefärbt werden. Osmiumsäure, Formol, Sublimat, Pikrinsäure, Silbernitrat usw. erhalten die Form der Gebilde. Fauré-Fremiet (80) wies schon bei anderen Protozoen auf ihr starkes Anziehungsvermögen für Eosin nach Osmiumfixierung hin. Das gilt auch für *Amoeba proteus.* Aber nicht nur nach Osmiumfixierung wird Eosin besonders von ihnen angezogen, sondern auch nach Fixierung mit zahlreichen anderen Mitteln, unter denen mir besonders die verdünnte Salpeter- und Phosphorsäure auffielen, und Sublimat.

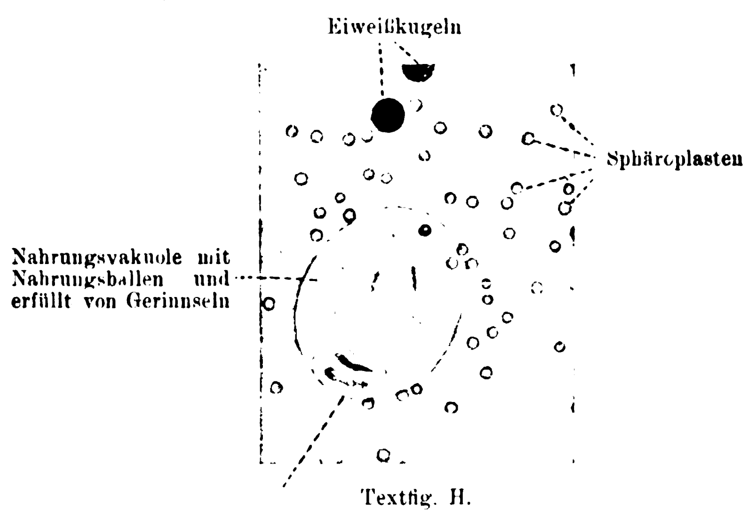
Außer für Eosin zeigen die Sphäroplasten unter ähnlichen Bedingungen auch eine auffallende Anziehungskraft für Hämatein ($^1/_2$ % in 70 % Alkohol). Auf diese Weise also, mit Eosin oder Hämatein kann man nach geeigneter Fixierung die sonst schwer sichtbaren Sphäroplasten schon am ganzen, noch nicht eingebetteten und in Schnitte zerlegten Tier scharf sichtbar machen, besonders wenn es in recht dünner Schicht ausgebreitet ist (Textfig. H).

Mittels der Schultze'schen Hämateinfärbung z. B. gelingt es auch, sie in Schnittpräparaten darzustellen (Textfig. Fa).

Zur Einbettung diente das oben beschriebene Schultze'sche Paraffinkollodiumverfahren, nachdem die Tiere vorher nach der Schultze'schen Hämateinfärbung behandelt worden waren. Außerdem wurden nicht vorgefärbte Amöben nach der Kull'schen Mitochondrienmethode gefärbt (Fig. 2). Bei beiden Verfahren ließen sich die Sphäroplasten in großer Zahl verstreut im ganzen Körper der Amöben nachweisen, und auch die eigentümliche Anordnung der Ge-

bilde am Rand der kontraktilen Blase wurde auf entsprechenden Schnitten wieder gefunden (Textfig. Fa).

Nun untersuchte ich das chemische Verhalten der Sphäroplasten, insbesondere auch um festzustellen, ob vielleicht eine Verwechslung mit kleineren Eiweißkugeln möglich sei, die ja von der gleichen Größenordnung sein können. Aber es erwies sich, daß die chemischen Eigenschaften dieser beiden Arten von Inhaltskörpern grundverschieden sind und eine Verwechslung durchaus ausgeschlossen ist. Es scheint keine Übergänge zwischen ihnen zu geben, und so verlockend es sein könnte, die wahrscheinlich Reservestoffe darstellenden Eiweißkugeln aus den Sphäroplasten abzuleiten, etwa wie es GUILLERMOND für die Stärkekörner usw. aus den Mitochondrien tun konnte, so muß doch vorläufig auf Grund von Beobachtungen jeder Zusammenhang in Abrede gestellt werden.



Textfig. H.

Gegen Farben verhalten sie sich völlig verschieden. Die Sphäroplasten ziehen Eosin an, die Eiweißkugeln Hämatoxylin; Hämatein färbt jene grau, diese schwarz; in KULL-Präparaten sind die Sphäroplasten gelbrot, die Eiweißkugeln hellblau (Tafel 11, Figur 3).

Das Verhalten gegen verdünnte Mineralsäuren (Salpeter-, Salzsäure) und Essigsäure ist entgegengesetzt. Die verdünnten Säuren lösen die Eiweißkugeln, während die Sphäroplasten erhalten bleiben; ähnlich verhalten sich verdünnte Laugen.

Somit ist eine Verwechslung ausgeschlossen; denn am lebenden, toten und fixierten Tier sind sie in jeder Hinsicht verschieden.

Kleinste Körner.

Nun gelangen wir zu den kleinsten mit unseren Hilfsmitteln sichtbaren Inhaltskörpern des Amöbenplasmas.

Diese kleinsten Körner gehören offenbar mindestens zwei verschiedenen Klassen an. Die eine kennen wir schon: es sind dieselben, die wir bei Vitalfärbung an Nahrungsvakuolen und zerstreut im Plasma fanden. Sie sind vielleicht mit den Eiweißkugeln verwandt. Weit getriebene Brillantkresylblauvitalfärbung zeigt die scheinbar frei schwimmenden Körner oft gruppiert zu mehreren um violett gefärbte Vakuolen, ähnlich wie dann je ein Kristall auch einer violetten Vakuole aufsitzt. (Über diese Körner vgl. SCHUBOTZ (27) S. 29.) Die zweite Art kleinster Körner scheint der Färbung unzugänglich zu sein. Es sind ganz kleine an der Grenze der Sichtbarkeit liegende, oft in Molecularbewegung befindliche, zuweilen kristallartig aufglänzende Körner. Bei Behandlung mit Osmiumsäure scheinen sie erhalten zu bleiben. Ihre Bedeutung ist unbekannt.

Kontraktile Blase und Zottenanhang.

Diese beiden nur zeitweise, das erste rhythmisch, das andere nur ausnahmsweise vorhandenen Organe unserer Amöben können wir hier kurz behandeln.

Von den räumlichen Beziehungen der Sphäroplasten zur Vakuole und von den bei früheren Autoren (BRANDT) (5) erwähnten vitalen Färbungen des Organs ist an anderer Stelle schon die Rede. Übrigens bildet bei Beobachtung der Amöben zwischen Deckglas und Objektträger die dünne Plasmaschicht zwischen äußerer Haut und der ausgedehnten Vakuole ein besonders günstiges Feld zur Beobachtung von Plasmainhaltskörpern, da sie gewöhnlich so dünn ist, daß die Inhaltskörper höchstens in einer einzigen Schicht darin ausgebreitet werden. Verstärkung des Druckes durch Entziehung von Wasser mittels Fließpapierstreifen am Rand des Deckglases schiebt sie mehr seitwärts und läßt schließlich nur mehr Platz für hyalines Plasma zwischen äußerer Haut und Vakuolenhaut übrig.

Die Konservierung der Vakuole bietet keine Schwierigkeiten.

Der Zottenanhang, den ich diesmal nur wenige Male beobachten konnte, läßt sich fixieren z. B. mit FLEMMING's Gemisch, Sublimat. Nach BÜTSCHLI kann man ihn künstlich hervorrufen (75) (S. 202).

Commensalen, Parasiten.

Zum Schluß wollen wir noch einige nicht regelmäßig vorkommende Inhaltskörper des Amöbenplasmas erwähnen.

Bekannt sind Grünalgen, welche, ähnlich wie bei anderen Protozoen, das Plasma in reicher Zahl bewohnen können. Parasitische Insassen beschrieben PRANDTL (24) unter dem Namen *Allogromia*, ferner NÄGLER (21), CHATTON und BRODSKY (6). Außerdem können Bakterien in unzähligen Mengen verstreut oder in Haufen geballt (vgl. S. 26) im Plasma enthalten sein.

Schlußbetrachtung über den Bau des Plasmas bei den Amöben.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, daß das Plasma unserer Amöben eine große Anzahl geformter Teile enthält, die sich mannigfach unterscheiden und sich morphologisch und zum Teil anch chemisch kennzeichnen lassen. Die kleinsten Inhaltskörper erreichen die Grenze der Sichtbarkeit. Nichts hindert uns anzunehmen, daß auch jenseits dieser Grenze noch geformte Bestandteile im Plasma enthalten sein können, aus denen möglicherweise gewisse uns sichtbare Teile entstehen.

Dagegen gelingt es nicht mit Sicherheit einen vakuolären Bau dieses Plasmas im Normalzustand zu beobachten. Zwar finden wir allerdings an Schnitten viele Vakuolen außer den geformten Bestandteilen, und das hatte mich, vereint mit den Beobachtungen an vital gefärbten Tieren in einer früheren Arbeit, dazu geführt, diesen Zustand für den im normalen Leben vorhandenen zu halten. Jetzt neige ich aber eher zu der Ansicht, daß die bei der Vitalfärbung auftretenden Vakuolen an Kristallen und an einer Klasse kleinster Körner doch eher schon eine Schädigung vorstellen. Die Beobachtung FAURÉ's, daß bei starkem Druck Sphäroplasten zu Vakuolen werden können. mahnt zu größter Vorsicht, wenn diese Verwandlung auch bei meinen Beobachtungen nicht vorgekommen ist. Ob es möglich ist, die von BÜTSCHLI (75) z. B. für den Rand der kontraktilen Vakuole (S. 72, 1892) gegebene Beschreibung mit der obigen mit METCALF übereinstimmenden in Einklang zu bringen, scheint mir sehr zweifelhaft.

Die Lehre vom Wabenbau scheint mir für dieses Objekt nicht zu passen, und selbst wenn ein solcher vorhanden wäre, so scheint das Wesentliche doch eher auf der Seite der geformten

mehr oder weniger festen Teile zu liegen, die wir im Leben mit aller Sicherheit sehen können, wie ja überhaupt auf Grund neuerer Forschungen diesen Teilen wieder eine erhöhte Bedeutung zugeschrieben wird (Fauré-Fremiet (80) S. 473—475, 436 und Doflein (77) (1916).

2. Der Bau des Plasmas von *Pelomyxa palustris.*

In Wasser aus dem Teich des Gartens des zoologischen Instituts fand ich zeitweise eine reichliche Zahl von *Pelomyxa palustris*, ausnahmsweise auch einige ganz besonders große Tiere von mehreren Millimetern Durchmesser die im ausgebreiteten Zustand zwischen Deckglas und Objektträger einen Zentimeter Durchmesser hatten.

Bei Lupenvergrößerung waren sie grünlich gefärbt, was die Folge des Einschlusses vieler grüner Algenfäden war, die zum Teil aus dem Körper oder aus ein wenig ausgezogenen Pseudopodien heraushingen.

Bei schwacher Vergrößerung ließ sich das hyaline Ectoplasma, das an manchen Stellen die innere dunkel gefärbte Masse überragte, erkennen.

Bei mittlerer Vergrößerung fand sich das Ectoplasma oft auf weite Strecken mit Zotten besetzt, wie wir sie vom Zottenfortsatz der Amöben her kennen. Diese Zotten, die sich leicht z. B. mit Osmiumsäure fixieren lassen, waren in vereinzelten Fällen gegabelt (Fig. H). Im übrigen war das Ectoplasma auch bei Immersion hyalin und ohne sichtbare Innenstruktur. Daß es an der Oberfläche von einer Haut bekleidet ist, halte ich für sehr wahrscheinlich, wenn sie auch nicht so leicht nachzuweisen ist wie bei *Amoeba proteus.*

Dagegen erweist sich das Innenplasma als überaus reich an Einzelheiten, die wir zum Teil schon aus früheren Arbeiten her kennen, besonders aus derjenigen von Greeff (34). Ich zähle sie deshalb nur auf: Nahrungsvakuolen, Plasmavakuolen, Körnchen, Stäbchen, Sandkörner — dazwischen die Kerne. Die sog. Glanzkörper fehlten bei den kleineren Tieren. Aber bei näherer Untersuchung der Körnchen ließen sich neben den Stäbchen zwei verschiedene Arten unterscheiden:

1. Große, unregelmäßig runde, matte, schwerer sichtbare, an die Sphäroplasten der Amöben erinnernde und

2. häufigere, kleinere, runde hellglänzende.

Außerdem fanden sich in einem Teil der Plasmavakuolen in tanzender Bewegung befindliche schon von Greeff beschriebene Körnchen. Diese Vakuolen und ihre Körnchen gelang es, — außer dem Inhalt und der Flüssigkeit der Nahrungsvakuolen — mit Brillantkresylblau vital zu färben, während die anderen Plasmavakuolen ungefärbt blieben. Korotnef (36) beschreibt ebenfalls zwei verschiedene Arten von Plasmavakuolen bei *Pelomyxa*, die sich vielleicht mit den beiden hier genannten decken (S. 474).

Auf Schnitten war der Vakuolenbau des Endoplasmas gut erhalten. Dazwischen lagen Nahrungsvakuolen, Kerne, Körner und Stäbchen. Diese letzteren färbten sich nach Kull leuchtend rot. Bei mit Osmium behandelten Tieren färbten sich einzelne Körner schwarz, wahrscheinlich Fett. Die Sphäroplasten erwiesen sich im ganzen als recht schwer färbbar. Sie nehmen nach Behandlung mit verdünnter Salpetersäure oder 10 % Phosphorsäure, nicht wie bei den Amöben, Eosin auf, auch nicht sogleich Hämatein nach Osmiumvorbehandlung. Dagegen gelang es sie in Heidenhain-Präparaten zu färben. (Über „Elementargranula" bei *Pelomyxa* vgl. auch Greeff (12) S. 13 Anmerkung).

Nachdem jetzt der Fortpflanzungskreis der *Pelomyxa* durch die Untersuchungen von Bott (33) und Tönniges (37) sicher bekannt geworden zu sein scheint, kann man daraus auch ersehen, daß der grobmaschige Bau des Entoplasmas der älteren Pelomyxen eine im Lauf des Lebens erst erworbene Eigenschaft ist, die den jüngsten Stadien fehlt. Bütschli (75) konnte am lebenden Objekt eine feine Wabenstruktur in den Zwischenbalken nicht deutlich sehen (S. 216), sondern erst bei Fixierung mit Pikrinschwefelosmiumsäure gelang es ihm sie darzustellen. Gould (35) fand an Schnitten in den Balken zwischen den größeren Waben wieder ein viel feinmaschigeres Wabenwerk. Aber es fehlen dort die zahlreichen körnigen Einschlüsse, die wir oben beschrieben haben und die offenbar einen ebenso wichtigen Bestandteil des Plasmas bilden wie die Waben, wenn sie für solche überhaupt noch Platz lassen sollten.

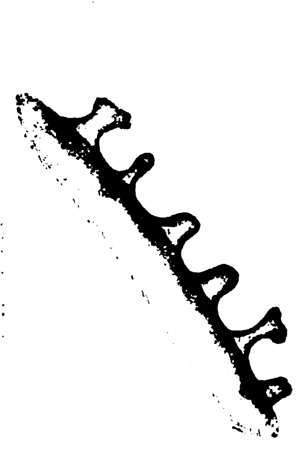
3. Der Bau des Plasmas von *Actinosphaerium eichhorni*.

Das Material entstammte den Aquarien des zoologischen Instituts.

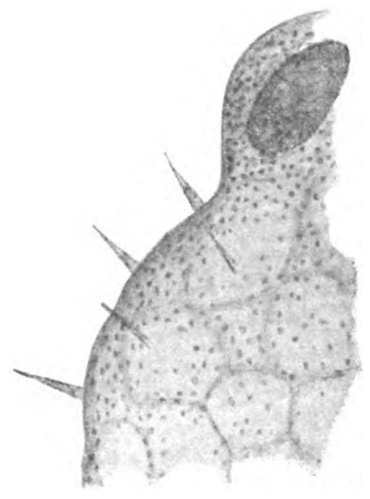
Doflein (17) kommt nach seinen mit Dunkelfeldbeleuchtung ausgeführten Beobachtungen zum Schluß, daß auch *Actinosphaerium*

„von einer allerdings sehr feinen Plasmahaut“ begrenzt sei (S. 352, 1916).

Im übrigen hat dieses Plasma ausgesprochen vakuolären Bau. Die äußeren Vakuolen sind größer, die inneren kleiner. Zwischen den Vakuolen liegt in Form von Scheidewänden und Strängen das eigentliche Protoplasma, das auch in dünner Schicht die Oberfläche der äußeren Vakuolenschicht und der Strahlen bedeckt (vgl. M. Schultze (69) S. 29 ff.). Hier, auf den Strahlen, auch an ihrem zwischen den äußeren Vakuolen gelegenen Teil, an der Oberfläche der äußeren Vakuolenschicht in ihren Scheidewänden, oft auch in der Grenzschicht zwischen Ecto- und Entoplasma, finden wir reichlich körnige Einschlüsse, die im Leben langsame Körnchenströmung erkennen lassen. Ein besonders günstiges Beobachtungsfeld bieten auch hier die kontraktilen und ebenso über den Rand vorragende Nahrungsvakuolen (Textfig. K).



Textfig. I. Zottenfortsatz von *Pelomyra palustris*.



Textfig. K. *Actinosphaerium* lebend, ungefärbt. Körnchen im oberflächlichen Plasma. Zeiss' Immers. $^1/_{18}$.

Wir wollen versuchen, im Anschluß an die Arbeit von Borowsky (38) uns ein Bild zu machen von den verschiedenen und noch wenig bekannten körnigen Gebilden des Actinosphärienplasmas.

Er beschreibt (S. 261 ff.):

I. Größere, bei tiefer Einstellung dunkle Körnchen, die sich vital mit Neutralrot rosa bis rot färben lassen. Ich kann dies be-

stätigen und füge hinzu, daß sie sich mit Brillantkresylblau violett färben lassen.

II. Sehr kleine, zum größten Teil auf der Oberfläche des Tieres zerstreute, stäbchenförmige, mit Neutralrot intensiv gefärbte Inhaltskörper. Bei meinen Versuchen fand ich sie mit Brillantkresylblau und Nilblauchlorhydrat tief blau gefärbt. Den Befund mit Neutralrot kann ich bestätigen.

III. „Excretkörnchen“, stark lichtbrechend „kristallinisch“, in den Vakuolen der Rindenschicht und den benachbarten liegend, wo sie in Molekularbewegung tanzen. Er findet sie jedoch „auch in den Wänden der Vakuolen eingelagert in ähnlicher Weise wie die größeren (ersten) Körnchen“ und außerdem in den Pseudopodien (S. 264). Merkwürdigerweise behauptet er, daß die „Excretkörner“ mit Neutralrot nicht färbbar seien, wogegen wir sie mit Neutralrot, Brillantkresylblau, Nilblau gerade besonders lebhaft gefärbt fanden.

Wir wollen im folgenden unterscheiden als IIIa die in den Vakuolen liegenden und als IIIb die im Rindenplasma eingelagerten „Excretkörnchen“. Nach meinen Erfahrungen bilden nun diese letzteren (IIIb) die große Mehrzahl der in der Rindenschicht liegenden färbbaren körnigen Plasmateile, was bei Brillantkresylblau — und auch bei Neutralrotvitalfärbung deutlich hervortritt (im Gegensatz zur Behauptung BOROWSKY's S. 265). Diese Körnchen nehmen, ähnlich wie die selteneren unter II genannten, diese Vitalfarbstoffe besonders gierig auf (Tafel 11, Fig. 7). Die Körnchen I, II und IIIb findet man allenthalben in Körnchenbewegung im Ectoplasma, auch auf den Strahlen, die IIIa nur in einzelnen Vakuolen.

Daß auch das Entoplasma Körner enthält, hat schon KÖLLIKER (44) gesehen (S. 200) bei dem nahverwandten Heliozoon *Actinophrys sol*, ferner bei *Actinosphaerium* selbst BÜTSCHLI (74, 1. Bd. 1., S. 278).

IV. Färbt man lebende Actinosphärien mit Chrysoidin oder Naphthylaminrot, so bleibt die Rinde ungefärbt. Dagegen zeigen sich zahlreiche gefärbte Körnchen im Entoplasma, die wir also der obigen Liste als IV angliedern können.

V. Zuweilen weist uns Osmiumsäure einzelne schwärzbare Inhaltskörper nach, also wahrscheinlich Fett.

Dann kommen nach BOROWSKY die Körnchen I auch im Entoplasma vor.

Ich füge noch bei, daß die unter IIIb genannten Excretkörnchen bei ungefärbten mit Osmiumsäure fixierten Tieren häufig nicht homogen gebaut sind, sondern am Rand bald sichel-, bald ringförmig grauschwarz gefärbt sind. Ebenso sieht man oft bei Brillantkresylblauvitalfärbung gerade diesen Rand intensiv blau gefärbt. Es ist also möglich, daß diese Körner bei Bildung, Aufnahme und Transport von Fett eine Rolle spielen können.

Daß zwei Arten von vital färbbaren Körnchen im Ectoplasma von *Actinosphaerium* vorkommen, hat auch Greeff festgestellt (12, S. 13 Anmerkung). Er beschreibt eingehend seine Versuche mit Methylenblauvitalfärbung, hält aber beide Arten für „Elementarkörnchen“. „Die Elementargranula treten übrigens bei einigen Sarcodinen, statt im Entoplasma, im Ectoplasma auf“ . . . . . . „In dieser Verteilung finden sie sich als rundliche, blasse Granula bei *Actinosphaerium eichhornii*, wo sie auf das großblasige Ectoplasma und zwar auf die peripherische, zuweilen feinvakuolär erscheinende Schicht desselben beschränkt zu sein scheinen“. . . . . „In überraschender Weise gelangt dieses Verhältnis zum Ausdruck durch Färbung mit Methylenblau, da sich hierdurch sofort und meistens ganz allein das die Elementargranula enthaltende Ectoplasma mit seinen Pseudopodien färbt“. . . . . . Greeff färbte mit Erfolg mit Pikrokarmin nach Osmiumalkoholfixierung. „Die Elementargranula treten übrigens bei *Actinosphaerium* in zwei verschiedenen Formen auf, kleineren und größeren, die letzteren äußerst blaß und weniger zahlreich“ (S. 13 unten).

Wir erkennen in der Beschreibung Greeff's unsere Körnchen I u. IIIb. Stäbchen scheint er nicht gesehen zu haben. Nur möchte ich glauben, daß nur die unter I beschriebenen Sphäroplasten sind. Daß Sphäroplasten in der Rinde vorkommen, konnte ich an Schnitten mit der Kull'schen Methode nachweisen und auch Borowsky's ziemlich eingehende Untersuchung scheint dies zu zeigen, wenn er auch den Namen nicht braucht. Leider mußte ich wegen Materialmangels meine Untersuchung hier abbrechen.

Eine schwache vitale Färbung von Sphäroplasten bei anderen Protozoen ebenfalls mit Brillantkresylblau und Neutralrot hat schon Fauré-Fremiet (80) erzielt (S. 502).

Da aber diese Färbung nicht immer eintritt, so wollen wir uns besonders den beständig mit Brillantkresylblau vital sich färbenden Bestandteilen, nämlich den unter II und ganz besonders IIIb beschriebenen zuwenden.

Hier müssen wir auch der Arbeiten von Przemycki (45—47) ge-

denken, dessen Beschreibungen aber zu kurz sind, um sie bestimmt mit denen von Borowsky und den vorliegenden in sichere Übereinstimmung zu bringen. Seine unter 1 beschriebenen scheinen den hier unter I aufgeführten zu entsprechen, seine unter 2 genannten vielleicht unseren unter IIIb. Die unter 3 beschriebenen können weder Borowsky noch ich wiederfinden.

Vitalfärbung der niedersten Tiere.

Diese Betrachtungen sollen hier Platz finden, weil ich an Hand von zahlreichen Versuchen mit *Actinosphaerium* einige Fortschritte machen konnte. Doch werden auch viele Erfahrungen mit anderen Tieren hier zugleich behandelt.

Methode.

Bekanntlich werden zur Lebendfärbung die Farbstoffe in viel größerer Verdünnung angewandt als bei der gewöhnlichen Färbetechnik. So erzielte O. Schultze (90) Färbungen mit Methylenblau bei Verdünnungen von 1 : 100 000 bis 1 : 1 000 000. Auch bei meinen früheren Versuchen bei Vitalfärbungen von Amöben war die Verdünnung hochgradig.

Diesmal benutzte ich als Stammlösung immer einprozentige Lösungen des Farbstoffes in Aqua destillata. Damit wurde nach zwei Methoden verfahren:

A. Langsame Färbung. 1 Platinöse bis 1 Tropfen Lösung auf 3—4 ccm Wasser, in dem die Tiere liegen.

Färbedauer 1—2 Stunden bis 1 Tag. Geeignet für alle Vitalfarben.

B. Schnellfärbung. Mit Platinoese wird eine damit entnommene Menge Farbe entweder direkt in den auf dem Objektträger gelegenen Tropfen gebracht, oder auf dem Deckglas ausgestrichen, mit dem man den Tropfen bedeckt. Die Färbung tritt fast augenblicklich ein. Geeignet z. B. für Brillantkresylblaugranulavitalfärbung bei *Actinosphaerium*, *Paramaecium*, zum Färben der Haut bei *Amoeba proteus* mit Methylenblau usw.

— — —

Die erwähnten Fortschritte wurden nun mit einem bisher bei den niedersten Tieren wenig gebrauchten Farbstoff, dem Brillantkresylblau, erreicht, zu dessen Empfehlung ich daher erst einige Bemerkungen vorausschicken will.



Der von FAURÉ-FREMIET und v. PROWAZEK für Protozoen angewendete Farbstoff ist in 1% Lösung dunkelblau. Eine bakteriologische Platinöse dieser Lösung auf 3 ccm³ Wasser färbt Actinosphärien, Paramäcien und Amöben in einiger Zeit lebhaft. Die gleiche Menge Farbe auf einem Deckglas ausgestrichen, mit dem man einen auf dem Objektträger liegenden Tropfen mit Actinosphärien oder Paramäcien zudeckt, erzeugt in ganz kurzer Zeit eine dunkelblaue Vitalfärbung der Tiere. Wir haben also einen Farbstoff vor uns, den man beliebig und ohne Schaden für das Leben gewisser Tiere in schwächerer und stärkerer Lösung verwenden kann.

Nun hatte ich früher schon versucht, Vitalneutralrotfärbungen bei Paramäcien zu fixieren.

Nach GOLOVIN (82) gelingt bei Nematoden, Amphioxus usw. die Fixierung mit Sublimat, HOBER (44a) fixierte Vitalfärbungen im Darmepithel von Wirbeltieren. Das bewährte sich auch bei den Paramäcien. Jedoch wollte es auf keine Weise gelingen Dauerpräparate zu bekommen, indem der Farbstoff in Alkohol oder Glyzerin usw. regelmäßig ausgezogen wurde.

Das Verhalten des Brillantkresylblaus beim Absterben der Actinosphärien führte mich nun auf den Gedanken, daß hier möglicherweise eine festere Bindung des Farbstoffes vorliege als beim Neutralrot bei Paramaecium. Bei den meisten Vitalfarbstoffen verläßt nämlich beim Absterben der gefärbten Tiere die in den vital gefärbten Teilen angehäufte Farbe diese Gebilde und färbt alle Teile, auch den Kern, diffus, so z. B. bei vital mit Neutralrot gefärbten Amöben. Stirbt dagegen ein vital mit Brillantkresylblau gefärbtes Actinosphaerium ab, so verharrt die Farbe unverändert an den gefärbten Körnchen (bes. III b) und die erwartete diffuse Färbung tritt nicht ein.

Es lag nun nahe, auch hier einen Versuch mit der Sublimatfixierung zu machen, der auch gelang. Tagelang in Sublimat konservierte vital mit Brillantkresylblau gefärbte Actinosphaerin bewahrten treu das Bild des im Leben vorhandenen gefärbten Zustandes.

Danach wurde die Wirkung der Alkoholreihe auf die gefärbten Tiere erprobt. 70% und 96% Alkohol erwiesen sich als unschädlich und damit war auch die Möglichkeit gegeben Dauerpräparate in Euparal zu bekommen. Diese Präparate und ebenso ein nach gleicher Methode behandeltes Nilblauchlorhydratpräparat haben sich seit vielen Wochen unverändert erhalten (Taf. 11 Fig. 5).

Mit dieser dauerhaften Vitalfärbung wurde noch eine Kernfärbung zu vereinigen gesucht. Das Sublimat wurde durch mehrstündiges Waschen mit destilliertem Wasser entfernt ohne daß sich die Färbung änderte, und nun mit Hämatoxylin oder wegen des Farbengegensatzes noch besser mit Alaunkarmin die Kerne (Taf. 11 Fig. 6) gefärbt, erneut mit Wasser mehrere Stunden gewaschen und dann nach obigem Verfahren in Euparal eingelegt.

Nun wurden Versuche angeschlossen, welche die Herstellung von Dauerpräparaten in Balsam und diejenige von Schnittpräparaten bezweckten. Carbolxylol vernichtet die Färbung. Dagegen erwiesen sich als unschädlich: Nelken- und Origanumöl, Chloroform und Benzol. Auf diesem Wege konnten Balsampräparate hergestellt werden.

Zugleich war damit auch die Möglichkeit der Einbettung erwiesen, denn daß die übrigen dabei in Betracht fallenden Umstände nichts schadeten, war entweder schon erwiesen oder bestimmt vorauszusehen. Collodium, Chloroform, Paraffin, Hitze waren alle ohne Wirkung und so gelang auch die Herstellung von Schnitten, die nun ihrerseits wieder mit Kernfarben nachbehandelt werden konnten.

Damit wären wir also im Besitz einer sicheren, auch im konservierten Zustand dauerhaften Vitalfärbung für *Actinosphaerium*.

Nachträglich sah ich, daß schon Przemycki ebenfalls die Sublimatfixierung von Vitalfärbungen angewendet hat. Doch fehlt ein ausführlicherer Bericht über Methode und Ergebnisse. die wohl deshalb bisher meist unbeachtet geblieben sind. Er legte die fixierten Präparate in Glycerin ein oder bettete sie zum Zweck der Anfertigung von Schnitten nach Parker (48) ein. Ein Verfahren für Fixierung von Bismarckbraunvitalfärbungen bei Fröschen, Kaninchen gab Colombo an (76).

Das Brillantkresylblau bewährte sich also auch zur Vitalfärbung anderer Protozoen. Bei *Amoeba proteus* erzielte man fast dasselbe Ergebnis wie mit Neutralrot. In *Pelomyxa* gelang die Färbung gewisser kleiner Vacuolen und der darin enthaltenen sich lebhaft bewegenden Körnchen, die Greeff beschrieben hat. In den Amoeben der *Plasmodiophora* färbten sich die auch im ungefärbten Zustand sichtbaren Vacuolen violett und die Körnchen tief blau. In diesem Falle muß der Farbstoff die Zellwände der Pflanzenzellen durchdringen, da die Versuche an Handschnitten gemacht wurden. Daß aber auch mit sehr widerstandsfähigen Zellhäuten versehene Organismen diesen Farbstoff leicht durchlassen, zeigen

Versuche an Bierhefepilzen. Das Material verdanke ich Herrn Dr. SKRAUP. In den Hefezellen färben sich sehr schnell die auch im ungefärbten Zustande sichtbaren, wohlbekannten Vacuolen violett und die Körnchen tief blau (vergl. LAFAR III S. 65 ff.). Paramäcien werden auch in schwacher Lösung sogleich gefärbt wie durch Neutralrot (nach NIRENSTEIN, PROWAZEK und eigener Erfahrung). Wir sehen also, daß das Brillantkresylblau auch für andere niedere Tiere und Pflanzen ein sehr geeigneter Vitalfarbstoff ist. Freilich gelingt vorläufig die Weiterbehandlung zum Dauerpräparat nur bei *Actionsphaerium* besonders gut (vgl. S. 52).

Die mit dem Neutralrot so ähnliche Wirkung legte nun auch eine chemische Vergleichung der beiden Stoffe nahe, und wie die Formeln zeigen, ist auch eine gewisse Verwandtschaft vorhanden. Aber anderseits ist man erstaunt zu finden, daß das ganz völlig verschieden gebaute Bismarckbraun biologisch ganz ähnlich wirkt.

Formeln:

$(CH_3)_2N$ — N — N — CH_3 — NH_2 Neutralrot

Cl — S — N — $(CH_3)_2N$ — $N(CH_3)_2$ Methylenblau

Cl — O — N — $N(CH_3)_2$ — CH_3 — 1—2 Amido-gruppen Kresylblau

NH_2 — N=N — NH_2 — NH_2 — N=N — NH_2 Bismarckbraun

—N=N— —NH_2HCl

Naphthylaminrot
Benzolazo-Naphthyl-amin(chlorhydrat)

Cl
O
NH_2— $N(CH_3)_2$
N

Nilblau

—N=N— NH_2HCl

Anilingelb

—N=N— NH_2HCl
NH_2

Chrysoidin

Zusammensetzung der zum Fixieren verwendeten Sublimatlösung

22,5	NaCl
375,0	$HgCl_2$
3000,0 ccm	Aqua dest.

stark erwärmt, warm filtriert.

Aus zahlreichen Besprechungen und gemeinsamen Versuchen mit Herrn Dr. Skraup ergaben sich aus den obigen Tatsachen eine Reihe von Schlüssen, die für Technik und Theorie der Vitalfärbung von Wert sind (vgl. S. Skaup 94, ferner Höber 44a).

Da nach Ansicht meines Kollegen die Bindung des Farbstoffes durch Sublimat an den NH_2 Gruppen erfolgt, so war vorauszusehen, daß die Fixierung auch bei Bismarckbraun und Nilblau möglich sein müsse. Der Versuch gelang und in beiden Fällen auch die Herstellung von Dauerpräparaten von *Actinosphaerium.*

Nun wurde zu Versuchen geschritten, wobei der Vitalfarbstoff bei sonst ähnlichem Bau nur eine NH_2 Gruppe enthielt. Da das Anilingelb nur diffus färbte, wurde Naphthylaminrot angewendet, das bei *Actinosphaerium* und Amöben Erfolg zeigte. Auch hier gelang die Fixierung mit Sublimat.

Diese einzige „Seitenkette“ kann also für die Bindung an das Protoplasma kaum in Betracht fallen, da ihr Ver-

halten gegen Sublimat ihre Eigenschaften im Farbstoff unverändert zeigt. Allein die Frage, in welcher Weise die Farbstoffe eigentlich an die Plasmateile gebunden seien, soll in einer späteren Arbeit näher geprüft werden.

Hier wollen wir nur darauf hinweisen, daß es sich nicht bloß um eine Reaktion zwischen Farbe und Sublimat handeln kann, sondern daß zweifellos der Plasmateil, der die Farbe trägt, eine wichtige Rolle spielt bei der Haltbarkeit der Färbung.

Wenn man Amöben, Paramäcien und Actinosphärien mit Brillantkresylblau vital färbt, so läßt sich in allen drei Fällen die Färbung mit Sublimat fixieren. Dagegen verliert sie sich in Apathy's Gemisch und in Alkohol bei Amöben, bleibt erhalten in Apathy's Gemisch und verliert sich in Alkohol bei *Paramaecium* und bleibt erhalten in Apathy's Gemisch und in Alkohol bei *Actinosphaerium*.

Anschließend seien noch einige auffallende Farbenreaktionen bei Urtieren besprochen, die theoretisch und praktisch interessant sind.

So kann man beobachten, daß beim Versuch Amöben mit Alkaliblau zu färben, die Farbe nicht in den Zelleib eindringt, auch die Membran nicht färbt, sondern außerhalb aber dicht an der Haut in Form von Körnchen ausfällt.

Ferner beobachtet man bei *Paramaecium* beim Färben mit Neutralrot oder Brillantkresylblau sehr oft neben der Färbung von Plasmateilen einige gefärbte Kugeln außerhalb an den Enden des Tieres, die auch in den Dauerpräparaten in Apathy's Gemisch erhalten bleiben. Prowazek (70) scheint ähnliche Vorgänge gesehen zu haben.

Auf die vitale Färbung der Haut von Amöben mit Methylenblau wurde schon früher hingewiesen.

Auch bei *Volvox* gibt Methylenblau sehr lehrreiche Bilder. Diese Methode wurde mir von Herrn Prof. Baltzer vom zoologischen Institut gütigst mitgeteilt. Bringt man Tiere in ziemlich tiefblaue Methylenblaulösung, so färben sich in kurzer Zeit die Cuticulaleisten und bilden in der Aufsicht ein regelmäßiges Netz aus aneinanderstoßenden Vielecken, deren jedes in der Mitte die *Volvox*-Zelle zeigt. (Näheres über Cuticula von *Volvox* bei Janet (68) S. 34 ff.). Diese Cuticulafärbung ist mit Sublimat konservierbar, wobei die Farbe in Rot umschlägt und hält sich darin viele Wochen. 70 % Alkohol hat keine Wirkung, dagegen tritt in 96 % Alkohol rasche

Entfärbung ein. Diese Färbung läßt sich übrigens auch an konserviertem, vorher ungefärbtem Material hervorrufen, z. B. nach Formolfixierung.

Überblicken wir die eben genannten Fälle, so können wir sie vorläufig in eine Reihe ordnen in folgendem Sinne:

Das Auftreten gefärbter Körner außen an der Haut bei mangelnder Färbung im Innern könnte vielleicht erklärt werden durch eine Wirkung des Tieres auf seine nächste Umgebung. Ebenso verhält es sich vielleicht bei *Paramaecium*. Wir könnten vorläufig solche Erscheinungen Außenfärbung nennen. Daran anschließend setzen wir die Membranfärbungen (Cuticula bei *Volvox*, Haut bei Amöben, beides mit Methylenblau). Erst dann gelangen wir zu den eigentlichen typischen Vitalfärbungen, die man als Innenfärbungen an die vorigen anschließen könnte.

PROWAZEK äußert sich in dem Sinne, daß die Farbe bei *Paramaecium* nicht nur durch die Mundöffnung, sondern auch durch die Haut hindurch eindringen könne.

Folgende Beobachtung liefert den Beweis, daß dies sogar der einzige Weg sein kann. Färbt man Paramäcien in Conjugation mit Neutralrot oder Brillantkresylblau vital, so dringt in diese conjugierenden Tiere der Farbstoff ebenso rasch ein wie in die nicht conjugierenden. Bei den conjugierenden sind aber bekanntlich die Mundöffnungen verklebt und nicht funktionsfähig. Also bleibt nur der Weg durch die Haut übrig.

Zum Schluß noch eine Betrachtung über den Wert der Vitalfärbungsmethode.

Wir haben im Vorhergehenden eine große Anzahl von Tatsachen zusammengetragen, welche zeigen, wie mannigfaltig die Ergebnisse der Lebendfärbung sein können. Zwar scheint die Färbung gewisser Teile den Tieren zu schaden, z. B. die „vitale" Kernfärbung, so daß sie bald absterben. Ich halte auf Grund eigener Erfahrungen mit Brillantkresylblau mit FISCHEL (81) eine vitale Färbung gesunder Kerne für noch nicht erwiesen. Doch scheint es mir nicht unmöglich, daß wir einmal dieses Ziel erreichen, wenn sich die Angaben von PRZEMICKY bestätigen sollten (PRZEMICKY C). Dagegen scheint nun das Plasma Vitalfarbstoffe in sozusagen alle Bestandteile mehr oder weniger leicht aufnehmen zu können.

Nehmen wir als Beispiel die Amöben. Der gewöhnliche Gang ist (z. B. für Neutralrot) der, daß sich zuerst die Nahrungsvakuolen mit ihrem Inhalt färben, darauf die Eiweißkugeln, die kleinsten

Körner, die an den Nahrungsvakuolen und im Plasma zerstreut liegen. — dazu haben wir gesehen, daß eine vitale Färbung der Haut möglich ist, und wissen aus den Mitteilungen von BRANDT und SCHÜRMAYER, daß auch die kontraktile Vakuole sich färben läßt, — allerdings offenbar nur mit Schädigung des Lebens, — überdies sieht man häufig diffuse Färbungen des ganzen Plasmas, — so daß man sich wirklich fragen muß: „Gibt es im Plasma der Protozoen überhaupt etwas, das nicht vital gefärbt werden könnte?"

Die Vielseitigkeit der Methode empfiehlt sie also in hervorragendem Maße für Plasmastudien überhaupt (vgl. auch GROSSE (15) S. 230). Selbstverständlich muß sie mit Kritik ausgeübt werden, um Trugbilder zu vermeiden. Der stetige Vergleich mit dem ungefärbten lebenden Tier, die fortwährende Kontrolle während der Färbung, die Beobachtung der Erscheinungen beim Absterben und Fixieren, Vergleichung mit Dauerganz- und Schnittpräparaten, sichern den Weg und lassen die Methode als ein überaus wertvolles, ja vielleicht unentbehrliches Hilfsmittel auf unserem Gebiete erscheinen.

Ihr Wert wird noch gesteigert durch die Möglichkeit, die im allgemeinen vergänglichen Bilder festzuhalten und aufzubewahren, da dann auch eine nachträgliche Vergleichung und Kombination mit den sonst üblichen Verfahren möglich wird, wie wir es bei *Actinosphaerium* gezeigt haben.

Bekanntlich lassen sich bei Wirbeltieren auch die GOLDMANN-schen Lebendfärbungen und zwar mit Formol fixieren und mit der Gefrierschnittmethode weiter verarbeiten, was ich an Fröschen zusammen mit Herrn cand. med. HELLMANN nachuntersucht habe. Es gelang aber in der Regel nicht, die gefärbten Stücke ohne Schädigung zum Zweck der Paraffineinbettung weiter zu behandeln. Günstiger liegen die Verhältnisse offenbar bei gewissen Nervenfärbungen mit Methylenblau und bei Vitalfärbung mit Lithionkarmin. Doch eignen sich leider weder die GOLDMANN'schen Farbstoffe noch Lithionkarmin für die Färbung von Protozoen, wie ich durch zahlreiche Versuche feststellen konnte.

4. Der Bau des Plasmas von *Aethalium septicum*.

a) Material.

Das Material stammte zum Teil aus dem Freien, wo *Aethalium* auf faulendem Holz, Moos usw. vorkommt und wurde uns von unserem hochverehrten Vorgesetzten Herrn Prof. Dr. O. SCHULTZE

und Herrn Forstinspektor Niehus übergeben. Dazu erhielt ich Lohblüte aus der Gerberei des Herrn Eichhorn in Marktbreit, der mir in zuvorkommender Weise Plasmodien und Fruchtkörper zur Verfügung stellte. Allen den genannten Herren sage ich meinen besten Dank.

Schwärmer und Amöben waren, nachdem die Aussaat in reinem Wasser nicht hatte gelingen wollen, leicht in Lohewasser im hängenden Tropfen zu erhalten. Nach einer Abwesenheit von 8 Monaten fand ich in einer gedeckten Schale mit feuchter Lohe, worin ich vorher reichlich Sporen gesät hatte, eine Anzahl Plasmodien in Form von Strängen, Netzen und Platten.

b) Untersuchung.

Der Kreislauf der Entwicklung von *Aethalium* verläuft bekanntlich so, daß aus den mit einer deutlichen Schale versehenen Sporen bewegliche, geißeltragende Schwärmer hervorgehen, die nach Verlust der Geißel zu Myxamöben werden, die wieder durch Zusammentreten in immer größerer Zahl in Plasmodien sich verwandeln, aus denen dann die Fruchtkörper mit den Sporen hervorgehen.

Es fragt sich nun, wie bei diesen mannigfach verschiedenen Formen, wobei sich an den Kernen wichtige Vorgänge abspielen (Jahn, Prowazek usw.), das Plasma sich verhält, namentlich auch, ob die Sphäroplasten sich immer nachweisen lassen.



Textfig. L. Sporen von *Aethalium septicum*.

Wir beginnen mit den Sporen. Schon die Beobachtung frischer Sporen überzeugt uns, daß ihr Plasma nicht homogen ist. Nach Behandlung mit Osmiumsäure unterscheiden wir deutlicher den im Leben nur schwer sichtbaren Kern und eine Anzahl von Körnchen (Textfig. L), die wir an Schnitten nach Kull, Schultze und Heidenhain als Sphäroplasten erkennen (Fig. 8 auf Taf. 11).

Die lebenden Schwärmer sind meist schwer auf feinere Einzelheiten ihres Plasmas zu untersuchen, da sie fortwährend in ruckweiser Hin- und Herbewegung sich befinden und selten einmal kurze Zeit stille liegen. In solchen Augenblicken kann man einen körnigen Bau des Plasmas wahrnehmen. Über die Natur dieser schwer färbbaren Körner gibt uns die Nachbehandlung Aufschluß. Die Kulturen werden über der Flamme getrocknet und dann in Blockschälchen auf die Fixierungsflüssigkeit (Osmiumsäure 2 %, Osmium-

bichromat, Kalibichromatformol, Zenker usw.) gelegt und weiter behandelt, z. B. mit gutem Erfolg nach HEIDENHAIN. Die Körner bleiben bei Osmiumbehandlung erhalten und lassen sich mit Eisenhämatoxylin färben. Also haben wir offenbar Sphäroplasten vor uns. In manchen Schwärmern sind sie deutlich stäbchenförmig.

Nach LISTER (60, S. 8) und anderen wissen wir, daß die Schwärmer sich wiederholt teilen. Da nun der stäbchenförmige Zustand der Sphäroplasten überdies in meinen Präparaten mit Anzeichen von Teilung (z. B. zwei Geißeln statt einer) zusammenfällt, so scheint diese auffallende Formveränderung auf eine **Teilung** der Sphäroplasten hinzudeuten (Textfig. N, S. 64 c). (Nach JAHN (56, S. 89) fällt die Entstehung der zwei Geißeln bei gewissen Myxomycetenschwärmern ziemlich genau mit den ersten Vorbereitungen zur Zellteilung zusammen.) FAURÉ-FREMIET hat nachgewiesen, daß Sphäroplasten sich teilen können. — Es ist bemerkenswert, daß hier alle Sphäroplasten im gleichen Individuum gleiche Form zeigen, was gut übereinstimmt mit FAURÉ-FREMIET's Satz, daß alle Mitochondrien einer Zelle gleichzeitig in Teilung treten. Auch mit bestimmten Stadien der Kernteilung soll nach ihm Gleichzeitigkeit bestehen. Manche dieser Stäbchen scheinen in der Mitte etwas eingeschnürt.



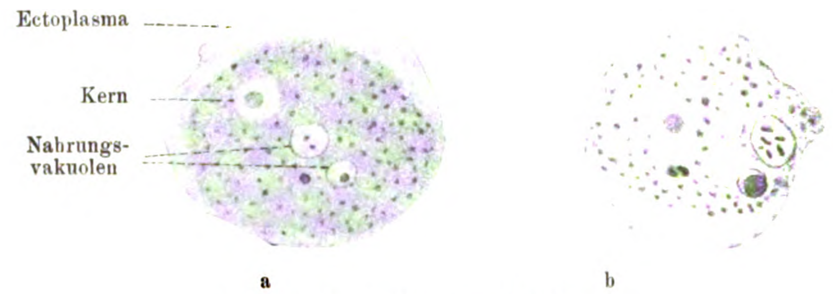
Textfig. N. Schwärmer von *Aethalium*. Osmiumsäure. HEIDENHAIN. Stäbchenförmige Sphäroplasten.

Sehr auffallend war mir auch, daß anscheinend die Zahl der Sphäroplasten in einer großen Zahl von Schwärmern übereinstimmte. Ich stieß immer wieder auf ungefähr 14 in einem Schwärmer, ohne indes mit aller Sicherheit behaupten zu können, daß diese Zahl immer genau stimmte, weil sich die Sphäroplasten im Ausstrich teilweise gegenseitig überdecken können. Aber der dringende Verdacht, daß ihre Anzahl in den Schwärmern und damit höchstwahrscheinlich auch in den Sporen eine ganz bestimmte sei, war nicht von der Hand zu weisen. In einer an die vorliegende anschließenden Arbeit werden wir überraschende Beispiele für die Richtigkeit dieser Vermutung kennen lernen.

Daraus würde sich nun die weitere Frage erheben, ob dieser

Zusammenhang ein notwendiger ist, d. h. ob sich die Sphäroplasten bei jeder Kernteilung ebenfalls teilen müssen oder ob die beiden Vorgänge nur unter gewissen Umständen zugleich verlaufen. Es müßte also geprüft werden, ob z. B. bei den im Plasmodium stattfindenden Kernteilungen sich die Sphäroplasten auch teilen. Vorläufig muß ich leider wegen Mangels an geeignetem Material auf die Untersuchung dieser Frage verzichten.

Leichter als bei den Schwärmern ist der Bau der Amöben im Leben zu sehen (Textfig. M). Sie enthalten außer dem Kern, der kontraktilen Blase und Nahrungsvakuolen hyalines Außen- und



Textfig. M. Amöben von *Aethalium*.

körniges Innenplasma. Die kontraktile Vakuole wächst in etwa einer Minute zur maximalen Füllung, entleert sich und verschwindet, um nach 10 bis 30 Sekunden wieder zu erscheinen. Die Körner bleiben bei Osmiumfixierung erhalten und sind nach HEIDENHAIN färbbar. Ihre Zahl scheint bedeutend größer als bei den Schwärmern.

Am Plasmodium können wir ebenfalls schon im Leben das sehr stark gekörnte Plasma feststellen. Aber oft sehen wir dort in erster Linie die wahrscheinlich mit den Sphäroplasten verwandten, aber doch von ihnen verschiedenen gelben, kalkführenden und etwas (vgl. DE BARY (50) a. S. 43) größeren Körner, währenddem die Sphäroplasten eher die tieferen Schichten einnehmen. Dort kann man sie aber mit den entsprechenden Methoden leicht darstellen (Taf. 11, Fig. 8). In einzelnen Plasmodien zeigte sich auf den Schnitten eine auffallend dichte Anordnung von Sphäroplasten an der Oberfläche. Wahrscheinlich gehen sie dort in die gelben Körner über. Leider fehlen aber vorläufig noch die Stadien, welche mit voller Sicherheit diesen Übergang zeigen.

Jedenfalls haben wir aber Sphäroplasten in allen Gliedern des Entwicklungskreises nachweisen können.

5. Der Bau des Plasmas von *Plasmodiophora brassicae.*

Das Material zur Untersuchung erhielt ich von Herrn Gärtner Kaiser in Würzburg und aus dem Garten des Kantonspitals in St. Gallen.

Ich untersuchte es zunächst in physiologischer Lösung an Handschnitten. Die Amöben zeigen ein deutlich vakuolisiertes und zwischen den Vakuolen gekörntes Plasma. Oft schickt es feine Ausläufer gegen die Zellwand und die Ausläufer tragen häufig unterwegs und besonders am Ansatz an die Zellwand Anschwellungen. Die Körnchen scheinen zu zwei verschiedenen Arten zu gehören: 1. größere, grünliche; 2. kleinere, blasse.

Zur besseren Sichtbarmachung dieser Einzelheiten bedienen wir uns mit Vorteil der Vitalfärbung mit Brillantkresylblau. Dieser Farbstoff färbt die Vakuolen violett und die größeren Körner tief blau.

Prowazek (65) (S. 397) äußert sich sehr unbestimmt über den vakuolären Bau des Protoplasmas. Durch die Beobachtung am Lebenden, ungefärbt und mit Vitalfärbung, haben wir uns überzeugt, daß der stark alveoläre Bau, den wir an fixierten Präparaten finden, ein wirklich im Leben vorhandener Zustand ist.

Fixieren wir nun das frische Präparat mit Osmiumsäure, so finden wir, daß einzelne Alveolen sich grünlich-schwarz färben, also offenbar Fett enthalten. Andere bleiben farblos. (Über Fett in den Amöben siehe auch Nawaschin (64) S. 412.)

Fertigen wir endlich Schnitte von solchem Osmiummaterial an und behandeln sie nach Kull oder nach Heidenhain, so können wir damit das Vorhandensein zahlreicher, punktförmiger, in den Strängen des Plasmanetzes sitzender Mitochondrien oder Sphäroplasten feststellen. Zugleich färben sich auch die Mitochondrien der Wirtszelle. Diese scheinen durchwegs stabförmig zu sein (Taf. 11, Fig. 9).

Die Sphäroplasten, die offenbar den unter 2 genannten Körnchen des lebenden Protoplasmas entsprechen, sind wahrscheinlich schon von Nawaschin (64) an Schnitten gesehen und gefärbt worden, allerdings ohne daß ihre Zugehörigkeit zu den Mitochondrien erkannt wurde. Seine Figuren 16 und 18 geben Bilder, die ähnlichen Plasmabau zeigen wie meine Präparate.

Schlußbetrachtungen.

Wenn wir zum Schluß das ganze große Material überblicken, das angefangen mit den mehr vereinzelten Angaben von Benda (73)

(*Balantidium*), ZOJA (*Amoeba limax*), HIRSCHLER (84) (*Monocystis*) und, ganz besonders aber durch die Arbeit von FAURÉ-FREMIET (80), dazu mit dem vorliegenden, zusammengetragen wurde, so muß man zugeben, daß die Sphäroplasten bei den Protisten allgemein verbreitet sind und offenbar eine wichtige Rolle im Aufbau des Plasmas spielen.

Da sie zugleich das einzige gemeinsame bilden, das im Plasma der niedersten Tiere vorkommt, so liegt es nahe sie auch für einen ursprünglich vorhandenen Teil zu betrachten und die übrigen Plasmainhaltskörper für erst im weiteren Lauf der Entwicklung erworben (Eiweißkugeln, Kristalle, „Excretkörnchen"), die darum auch in gewissen Zuständen fehlen können (z. B. Eiweißkugeln und Kristalle der Amöben nach PRANDTL (25)), während nach allem was wir wissen, die Sphäroplasten im lebenden Plasma unserer Tiere immer vorhanden sind.

Beim Vergleich mit den offenbar nahe mit ihnen verwandten Mitochondrien der Metazoen fällt die Säureunempfindlichkeit der Sphäroplasten (FAURÉ, VONWILLER) gegenüber der Säureempfindlichkeit der Mitochondrien (z. B. O. SCHULTZE (91) 1915 S. 84) auf, ferner das Vorwiegen der Körnerform und die Seltenheit der Stäbchenform. Nach FAURÉ-FREMIET sollen sie sich teilen können. Über die Funktion haben wir nur Vermutungen.

Die Wabentheorie gibt keine erschöpfende Erklärung für den Bau des Plasmas der niedersten Tiere. Um zu einer solchen zu gelangen, muß die Sphäroplasten-Mitochondrienlehre im weitgehendsten Maße herangezogen werden.

Die vitale Färbung ist eine unentbehrliche Methode zur Erforschung des Plasmas der niedersten Tiere.

V. Vorarbeiten für eine Protozoenfauna von Würzburg und Umgebung.

(Nach Angaben von Prof. Dr. O. SCHULTZE, Prof. Dr. F. BALTZER, Institutsdiener ENGELBRECHT, cand. phil. ZILLIG, Inspektor NIEHUS, Dr. VONWILLER.)

I. Rhizopoden.

Amoeba proteus. Aquarien des zoolog. Instituts (BALTZER, VONWILLER).



Amoeba nobilis, ibidem (VONWILLER).

Andere nicht näher bestimmte Amöben: Anlagen in der Nähe des anatomischen Instituts. Main unterhalb der untersten Brücke (VONWILLER).

Pelomyxa palustris. Teich im Garten des zoolog. Instituts (VONWILLER) vereinzelt auffallend große Exemplare neben vielen kleineren. VI. und VII. 1916).

Ia. Heliozoen.

Actinosphaerium eichhorni. Teich im Garten des zoolog. Instituts (BALTZER, ENGELBRECHT, VONWILLER). Maintümpel bei Zell (VONWILLER).

Ib. Mycetozoen.

Aethalium septicum. Brückenau (Prof. SCHULTZE), Ochsenfurterwald (Inspektor Niehus). Marktbreit, Gerberei Eichhorn (VONWILLER). Guttenbergerwald (VONWILLER).

Plasmodiophora brassicae. Würzburg (VONWILLER).

Lycogala epidendron. Guttenbergerwald, Zellerwald (VONWILLER).

Arcyria denudata " "

Trichia persimilis " "

II. Ciliaten.

Paramaecium Stilonychia, überall sehr verbreitet.

Frontonia leucas. Maintümpel bei Zell (VONWILLER), Garten des zoolog. Instituts (BALTZER, VONWILLER).

Stentor coeruleus. Maintümpel bei Zell (VONWILLER).

Stentor roeseli, zwischen Schweinfurt und Mainberg (VONWILLER)

Spirostomum spec. Maintümpel bei Zell (VONWILLER).

Trichodina auf Hydra. Aquarien des zoolog. Instituts (BALTZER VONWILLER).

Prorodon spec. Main (VONWILLER).

Carchesium polypinum, Alandsquelle (BALTZER, ENGELBRECHT).

Epistylis spec. Main, Schloßpark Veitshöchheim (VONWILLER).

III. Flagellaten.

Volvox globator. Steinberg (LEIDYG (72) Horae zoologicae), Tümpel an der Straße Höchberg—Waldbüttelbrunn, etwa 1 km vor Waldbüttelbrunn (VONWILLER, BALTZER).

Tümpel an der Straße Unterdürrbach—Oberdürrbach (VONWILLER). Schwemmsee (BALTZER, ENGELBRECHT). Lochweg bei Kitzingen (ENGELBRECHT).

Euglena viridis, Wallgraben (Zillig).

Eine rotgefärbte *Euglena* spec. im oben genannten Tümpel bei Waldbüttelbrunn (Vonwiller).

Euglena spec. (grün), Rotkreuzhof (Vonwiller).

Die vorliegenden Untersuchungen wurden auf Anregung meines hochverehrten Vorgesetzten und Lehrers Herrn Prof. Dr. O. Schultze ausgeführt, dem ich für Anregung, Rat und wohlwollende Unterstützung jeder Art herzlich danke.

Literaturverzeichnis.

I. Amöben.

1) Arndt, A.: Über generative Vorgänge bei Amoeba chondrophora n. spec. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 S. 39—59 1914.

2) Auerbach, L.: Über die Einzelligkeit der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 7 S. 365—430 1856.

3) Awerinzew, S.: Beiträge zur Struktur des Protoplasmas und des Kernes von Amoeba proteus (Pall.). Zool. Anz. Bd. 32 S. 45—51 1908.

4) —: Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserrhizopoden. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 S. 112 1907.

5) Brandt, K.: Färbung lebender einzelliger Organismen. Biol. Zentralbl. Bd. 1 1882.

6) Chatton, E. und Brodsky, A.: Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphaerita Dangeard chez l'Amoeba limax Dujard. Étude comparative. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 S. 1—18 1909.

7) Carter, Lucy, A.: Note on a case of mitotic division in Amoeba proteus Pall. Proc. of the Royal Phys. Soc. of Edinburgh Bd. 29 1913.

8) Doflein, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk. Suppl. I S. 250—293 1907.

9) Greeff, R., Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 S. 299—331 1866.

10) —: Studien über Protozoen. Marburger Sitz.-Ber. S. 136 1888.

11) —: Über den Organismus der Amöben. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. Marburg S. 21—25 1890.

12) —: Über Erdamöben. Ibid. S. 1—26 1891.

13) —: Über den Organismus der Amöben. Biol. Zentralbl. Bd. 11 S. 599—608 1891.

14) —: Über Amöben. Biol. Zentralbl. Bd. 12 S. 373—384 1892.

—: Über Amöben. III. Mitteilung. Sitz.-Ber. Marburg S. 22—43 1892.

15) Grosse-Allermann: Studien über Amoeba terricola. Greeff. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.

16) Gruber: Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41 S. 219 1885.

17) —: Über einige Rhizopoden aus dem Genueserhafen. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. 4 S. 35.



18) HOFER, B.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24 S. 105—176 1890.

19) METCALF: Studies upon Amoeba.

20) —: The life-cycle in Amoeba. The Journal of experim. Zool. Bd. 9 1910.

21) NÄGLER, K.: Fakultativ parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 S. 246—254 1910.

22) PENARD, E.: Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 S. 175—206 1905.

23) —: Nouvelles recherches sur les Amibes du groupe Terricola. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 S. 78—140 1912.

PASCHER: Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten 1 urd 2. Arch. f. Protistenk. Bd. 36 S. 81—136.

24) PRANDTL: Der Entwicklungskreis von Allogromia. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

25) —: Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 S. 281 1907.

26) PROWAZEK: Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63 1897.

27) SCHUBOTZ: Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae (BÜTSCHLI) und Amoeba proteus (PALLAS). Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.

28) STOLĆ: Über das Verhalten des Neutralrots im lebendigen Protoplasma. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 1902.

28a) UNNA u. TIELEMANN, Zur Chemie der Amoeben. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh. I. Abt. Bd. 80 S. 66—89 1918.

29) VONWILLER, P.: Über den Bau der Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 1913.
—: Die Sphäroplasten von Amoeba proteus. (Vorläufige Mitteilung.) Anat. Anz. Bd. 48 S. 485—488 1915.

30) v. WASIELEWSKI, TH. und KÜHN, A.: Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes. Zool. Jahrb. Bd. 38 S. 253—326 1914.

31) ZOJA, L. u. R.: Intorno ai plastiduli fucsinofili. Memorie del reale istituto lombardo di scienze e lettere Bd. 16 1891.

II. Pelomyxa.

32) BLOCHMANN, F.: Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 14 S. 82—95 1894.

33) BOTT, K.: Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 S. 120 1907.

34) GREEFF, R.,: Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus des süßen Wassers. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10 1874.

35) GOULD, LILIAN, J.: Notes on the minute structure of Pelomyxa palustris GREEFF. A Journal of Micr. Sc. Bd. 36 S. 295—506 1893.

36) KOROTNEFF: Etudes sur les rhizopodes. Arch. de zool. exp. et générale Bd. 8 1879.

37) TÖNNIGES, C.: Die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Sitz.-Ber. d. Ges. zur Bef. d. ges. Naturw. zu Marburg. Jahrg. 1909 S. 37—43 1910.

III. Actinosphaerium.

38) BOROWSKI, W. M.: Untersuchungen über Actinosphaerium eichhorni. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 S. 255—288 1910.

39) Brandt, K.: Über Actinosphaerium eichhorni. Diss. Halle a. S. 1877.
40) Claparède: Über Actinophrys eichhorni. Arch. f. Anat. u. Phys. 1854.
41) Doflein, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. Zool. Jahrb. Bd. 39 S. 334—384 1916.
42) Greeff, R.: Über Actinophrys eichhorni und einen neuen Süßwasserrhizopoden, insbesondere in Rücksicht auf Teilbarkeit derselben resp. Vermehrung durch künstliche Teilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3 S. 396—403 1867.
43) Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abhandl. d. Math.-phys. Klasse d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch. München Bd. 19 1899.
44) Kölliker, A.: Das Sonnentierchen, Actinophrys sol. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1 S. 198—217 1849.
44a) Höber, R.: Über Resorption im Darm. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 86 S. 199—214 1901.
45) Przemicky, A. M.: Über intravitale Färbung des Kernes und des Protoplasmas. Biolog. Zentralbl. Bd. 17 S. 321—335 u. 353—364 1897.
46) —: Über die intravitale Färbung des Zellkerns. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. 15 S. 70—74 1899 1900.
47) Über Zellkörnchen bei den Protozoen. Biolog. Zentralbl. Bd. 14 S. 620—626 1894.
48) Parker, G. H.: A method for making paraffine sections from preparations stained with Ehrlich's Methylenblau. Zool. Anz. S. 375—377 1892.
49) Schultze, M.: Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle. Leipzig 1863.

IV. Aethalium septicum.

50) de Bary: Die Mycetozoen (Schleimpilze). Ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Organismen. 2. umgearb. Aufl. 6. Taf. Leipzig 1864.
51) —: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.
52) Cienkowsky: Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 3 S. 325—337 1863.
53) —: Das Plasmodium. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 3 S. 400—441 1863.
54) Harper, R. A.: Cell and nuclear division in Fuligo varians. Botanical Gazette Bd. 30 Nr. 4 S. 217—251 1900.
55) Jahn, E.: Der Stand unserer Kenntnisse über die Schleimpilze. Naturwiss. Rundschau 14. Jahrg. Nr. 42 S. 529—532 1899.
56) —: Myxomycetenstudien. Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwärmern von Stemonitis flaccida Lister. Verh. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 22 S. 84—92 1904.
57) —: Myxomycetenstudien. Die Keimung der Sporen. Ibid. Bd. 23 S. 489—497 1905.
58) —: Myxomycetenstudien. Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen. Ibid. Bd. 25 S. 23—26 1907.
59) Lister, A.: On the cultivation of Mycetozoa from spores. Journal of Botany Bd. 39 S. 5—8 1901.
60) —: A monograph of the Mycetozoa. 2. Aufl. London 1911.



61) Prowazek, J.: Kernveränderungen in Myxomycetenplasmodien. Österr. botan. Zeitschr. Jahrg. 1904 S. 278—281.
62) Zopf, W.: Die Pilztiere oder Schleimpilze. Breslau 1885.

V. Plasmodiophora.

63) Maire R. und Tison A.: La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyximae. Annales mycologici Bd. 7 S. 226—253 1909.
64) Nawaschin: Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von Plasmodiophora brassicae Wor. im Laufe ihres intracellulären Lebens. Flora Bd. 96 S. 404—427 1899.
65) Prowazek: Über den Erreger der Kohlhernie, Plasmodiophora brassicae und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arb. a. d. k. Gesundheitsamte Berlin Bd. 22 S. 396 1905.
66) Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Bd. 2 S. 6—12 1908.
67) Woronin: Plasmodiophora brassicae, Urheber der Kohlpflanzenhernie. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 11 S. 548—574 1878.

Andere Protozoen.

68) Janet, Ch.: Le Volvox. Limoges 151 S. 1912.
69) Nirenstein, E.: Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5 1905.
70) Prowazek: Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63 1897.

Hefe.

71) Will, H.: Anatomie der Hefezelle in Handbuch der technischen Mycologie von Fr. Lafar. Bd. 4 1905—1907.

Fauna.

72) Leidyg, Fr.: Horae zoologicae. Jena 1902.

Allgemeines.

73) Benda: Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Secretgranulationen, nebst kritischen Bemerkungen. Verh. d. Phys. Ges. Berlin 1899.
74) Bütschli, O.: Protozoen in Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 1 Sarkodina und Sporozoa 1880—82.
75) —: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
76) Colombo, G.: Di un methodo per tingere „intra-vitam" i granuli protoplasmatici degli elementi cellulari della cornea e per fissare la colorazione ottenuta. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 20 S. 282—288 1903.
77) Doflein: Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena 1911.
78) Darwin, Ch.: Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Deutsch nach der letzten englischen Ausgabe von Georg Gärtner. Halle a. S.
79) Duesberg: Plastosomen, Apparato reticolare interno und Chromidialapparat, Merkel-Bonnet Bd. 20 1912.
80) Fauré-Fremiet: Etude sur les mitochondries des protozoaires et des cellules sexuelles. Archives d'anatomie microscopique. Literatur! Bd. 11 S. 457—648 1909/1910.

81) FISCHEL: Vitale Färbung. Encyclop. d. mikr. Technik Bd. 2 S. 589—602 1910.
— : Untersuchungen über vitale Färbung. Anatom. Hefte 1. Abt. LII./LIII. Bd. 16 1901.

82) GOLOVIN, E.: Sur le fixage du Neutralrot. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 19 S. 176—185 1902.

83) GUILLERMOND, A.: Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux. Arch. d'anat. micr. Bd. 14 S. 309—428 1912/1913.

84) HIRSCHLER, J.: Über Plasmastrukturen (GOLGI'scher Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten-, Spongien- und Protozoenzellen. Anatom. Anz. Bd. 47 S. 289—311.

85) KÖLSCH: Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien (nebst Bemerkungen über Protoplasmastruktur, Protoplasmabewegung und Vitalfärbungen). Zoolog. Jahrb. Bd. 16 Abt. f. Anat. u. Ontog. 1902.

86) KULL, HARRY: Eine Modifikation der ALTMANN'schen Methode zum Färben der Chondriosomen. Anatom. Anz. Bd. 45 S. 153—157 1914.

87) MICHAELIS: Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55 S. 558—575 1900.

88) NIRENSTEIN: Das Wesen der Vitalfärbung. 85. Vers. deutsch. Naturforsch. u. Ärzte 2. T. 2. Hälfte S. 8—18, Wien 1913.

89) PRENANT, BOUIN, MAILLART: Traité d'Histologie. Paris, Masson.

90) SCHULTZE, M.: Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle 68 S. Leipzig 1863.

91) SCHULTZE, O.: Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz. Bd. 2 S. 684—688 1887.
—: Altes und Neues über den Bau und die formative Tätigkeit des Protoplasmas. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg Nr. 6 S. 81—94 1915.

92) —: Über die Anwendung der Osmiumsäure und eine neue Osmiumhämatoxylinmethode. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikroskop. Technik Bd. 27 S. 465—475 1910.

93) SCHÜRMAYER, C. B.: Über den Einfluß äußerer Agentien auf einzellige Wesen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24 1890.

94) SKRAUP, S.: Über Vitalfärbung mit einfachsten Farbstoffen und ihre Fixierung. Ber. d. deutsch. chem. Ges. Jahrg. 59 S. 2142—54 1916.

95) PASCHER: Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 36 S. 31—136 1915.

Tafelerklärung.

Tafel 11.

Fig. 1. *Amoeba terricola.* Zu sehen: Kern, kontraktile Vakuole, Nahrungsballen, Plasma erfüllt von vital gefärbten Kügelchen. Vitale Neutralrotfärbung. LEITZ Oc. I Obj. 5 ABBÉ.

Fig. 2. *Amoeba proteus.* Kern, Eiweißkugeln, Hämatoxylin, Ganzpräparat.



Fig. 3. *Amoeba proteus.* a) Kern, b) Eiweißkugeln (blau), c) Sphäroplasten (gelbrot). Leitz Oc. III Obj. 7 Abbé. Kull's Mitochondrienfärbung.

Fig. 4. *Aethalium septicum.* Sporen. Kerne blau, Sphäroplasten gelbrot, gelbe Kalkkörner dazwischen, Immersion.

Fig. 5. *Actinosphaerium.* Vitale Brillantkresylblaufärbung, konserviert mit Sublimat, Euparal. a) Strahlen. b) Körnchen besonders über der kontraktilen Vakuole (oben Leitz Oc. III Obj. 7).

Fig. 6. *Actinosphaerium.* Vitale Brillantkresylblaufärbung, Fixierung mit Sublimat. Nachfärbung der Kerne mit Karmin.

Fig. 7. *Actinosphaerium.* Vitale Brillantkresylblaufärbung bei Immersion. Erklärung im Text.

Fig. 8. *Aethalium septicum.* Plasmodium. Kull. Immers.

Fig. 9. *Plasmodiophora brassicae.* Heidenhain Immersion. a) Kerne, b) Pseudopodium mit Sphaeroplasten.

Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella.*

Von
Géza Entz jun.

(Hierzu Tafel 12 u. 13 und 5 Textfiguren.)

Schon wiederholt wurden cytologische Studien an *Volvocaceen*, auch an *Chlamydomonadiden* und speziell an *Polytoma uvella* unternommen. Die Ergebnisse älterer Forscher hatte Francé in seiner Monographie „Die *Polytomeen*, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie“ im Jahre 1894 zusammengefaßt. Im selben Jahre erschien die Beobachtung Blochmann's über mitotische Teilung der genannten Art. Dangeard veröffentlichte im Jahre 1901 eine Arbeit, in welcher er das Vorhandensein von Chromosomen, deren Zahl, dagegen das Fehlen von Centren bei der Mitose von *Polytoma* bestätigt. Von Prowazek sind zwei, resp. drei Studien über Cytologie und Teilung von *Polytoma* erschienen, deren Ergebnisse ich an der betreffenden Stelle referieren werde. Bezüglich der Angaben von Prowazek will ich hier nur soviel bemerken, daß von ihm sowohl Chromosomen wie Centren angetroffen wurden, er sah auch Desmosen, beschreibt die feinere Struktur des Kernes sowie auch die Geißelinsertion, gibt die Zahl der Chromosomen auf acht an und ist der Meinung, daß die Teilung auf vier resp. acht Zellenstadien eine Reduktionsteilung sei.

Im Jahre 1904 erschien von Hartmann eine Mitteilung über die Teilung von *Volvox*, in welcher er das Vorhandensein weniger schleifenförmiger Chromosomen sowie Centren angibt. Leider ist weder eine ausführliche Arbeit noch sind diesbezügliche Zeichnungen erschienen. Merton studierte (1908) die mitotische Teilung von

Pleodorina illinoisensis und schreibt, daß bei dieser Art 12 Chromosomen zu beobachten sind, jedoch keine Centren. Auch ist eine Arbeit WOLLENWEBER's im selben Jahre erschienen, doch ist darin nichts über Centren angegeben, was jedoch sehr begreiflich ist, da die Arbeit am lebenden Material gemachte Beobachtungen enthält. REICHENOW studierte im Jahre 1910 die mitotische Teilung von *Haematococcus pluvialis*, gibt die Zahl der Chromosomen auf 32 an, konnte aber keine Centren auffinden (ARAGÃO, CHATTON, HARTMANN). Bei der Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Bremen demonstrierte ich Präparate von *Polytoma uvella* mit Centren und Centrodesmosen. Auch ist von mir eine vorläufige Mitteilung der Verhandlungen d. Deutsch. Zool. Gesellsch. Bremen 1913 (Bd. 1913) erschienen. Im Jahre 1914 erschien im 33. Bande vom Archiv für Protistenkunde eine Abhandlung von A. P. JAMESON, in welcher er die mitotische Teilung einer neuen Phytomonadine: *Parapolytoma satura* n. g., n. sp. beschreibt. Genannte Gattung resp. Art scheint in vieler Hinsicht der *Polytoma uvella* sehr nahe zu stehen, weshalb es auch — so schreibt JAMESON — gewiß oft mit *Polytoma uvella* verwechselt wurde, jedoch scheint die mitotische Teilung beider Arten ganz abweichend zu verlaufen. Denn JAMESON berichtet, daß er weder Centren noch Centrodesmose auffinden konnte und, trotzdem beide Arten so viele gemeinsame Züge haben, sind auch andere Abweichungen vorhanden. In mancher Hinsicht werden meine an *Polytoma* gemachten Befunde bestätigt, andererseits aber steht vieles in Widerspruch. Jedenfalls ist eine so große Verschiedenheit im Teilungsmodus zwei so ähnlicher Arten resp. Genera auffallend, doch ist dies kein Ausnahmefall bei Protisten, wo, wie allbekannt, auch zwischen der mitotischen Teilung der Amöben eine so große Mannigfaltigkeit herrscht.

Die oben angeführten Tatsachen lassen es für wünschenswert erscheinen, meine in ungarischer Sprache publizierte Arbeit über *Polytoma* in extenso auch in deutscher Sprache erscheinen zu lassen, worauf auch die Bemerkung DOFLEIN's im Lehrbuch sozusagen auffordert, indem er sagt: „Das Verhalten des Caryosoms ist noch nicht aufgeklärt“ (S. 445).

Im Jahre 1913 war ich im Institut für Infektionskrankheiten ROBERT KOCH in Berlin von Mitte Februar bis Mitte Juni mit Protistenstudien beschäftigt. Von Prof. M. HARTMANN wurde meine Aufmerksamkeit auf *Polytoma uvella* gerichtet, welche aus Jauche kultiviert wurde und ich studierte genannte Art zum Teil lebend

hauptsächlich aber an Aufstrichpräparaten, die mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Fixiert habe ich zumeist mit in destilliertem Wasser gelöstem konzentriertem Sublimat und zwar angewärmt, sowie mit der Flemming'schen starken Lösung. Außer dem Heidenhain'schen und Rosenbusch-Verfahren färbte ich auch nach Giemsa feucht sowie Methylgrün-Fuchsin. Ich machte auch Kulturen in Kondenswasser über Agaragar sowie in Bouillon, doch nicht mit gewünschtem Erfolg, weshalb ich meine Präparate zumeist von der Jauche genommen habe.

Die Figuren sind bei Zeiss Apochr. 2 mm. n. A. 1,3 und Comp. Ocular 12 und 18, mit Abbe'schem Zeichenapparat entworfen.

Meine Beobachtungen bestätigen die älteren Angaben, welche in der Monographie Francé's zusammengestellt sind. Die Besprechung all dieser Verhältnisse kann ich zwar meist übergehen, will aber trotzdem einige Bemerkungen angeben. Es wird mit Recht angenommen, daß das Plasma von *Polytoma* Stärke enthält. Die Reaktion dieser Stärke läßt sich aber nur umständlich und zwar so demonstrieren, wenn man das Präparat antrocknen läßt, dann mit Jodlösung behandelt, wieder eintrocknet und nun zuletzt Wasser zusetzt. Die so ausgeführte Reaktion ist nur schwach. Der Periplast von *Polytoma uvella* scheint auch recht viel Gallerte zu erhalten, die mit Giemsa-Lösung eine blaue Farbe annimmt.[1]) In diesem mucinartigen Periplast sind oft stäbchenförmige, gerade und gebogene Gebilde anzutreffen, welche schon Schneider beobachtet hat und als „perlenschnurartige Hülle“ angibt. Ich halte diese Gebilde für Bakterien, welche ähnlich den von Pascher beobachteten Bakterien mit Flagellaten in einer Art Symbiose leben (39).

Bevor ich auf die Besprechung der einzelnen Zellbestandteile übergehe, muß ich noch einige Bemerkungen über die Form, sowie Größe von *Polytoma uvella* vorausschicken. Bezüglich der Körperumrisse ist auffallend, die schiefe Einsenkung am vorderen Ende von *Parapolytoma*, welche an *Polytoma* fehlt. Die Größe unserer Art ist sehr verschieden, je nach dem Alter, d. h. aus wievielter Teilung das beobachtete Individuum herstammt. Individuen, welche eben einer zwei- oder vierfachen Teilung entstammt sind, sind im Verhältnis klein, solche, welche sich nicht geteilt haben und vor einer Teilung stehen, sind hingegen groß. Die Länge kleiner Individuen

---

[1]) Auch der Periplast der Schwärmer der *Chlamydomonadinen* ist nach unseren Untersuchungen keine Cellulose (Oltmanns: Algen I. p. 141). Auch Wollenweber gibt an, daß das Periplast der *Haematococcus*-Arten keine Cellulosereaktion gibt (55. p. 292).

ist 9,6—11,2 μ, die der großen 12,8—14,4 μ, die Breite der kleinen 4,8 μ, der großen 9,6 μ. *Polytoma uvella* fand ich also im ganzen kleiner als nach N. P. JAMESON *Parapolytoma satura*, da diese 15×10 μ, bezüglich 8×6 μ mißt. FRANCÉ gibt aber (23) für große Individuen 12—18 μ Länge und 3—9 μ Breite, für kleine 9—10,5 μ und 4,5—7 μ an. Nach DOFLEIN (Lehrb. 4. Aufl. 1916 p. 449) soll die Länge ca. 25 μ sein. Sind alle Angaben richtig, so scheint die von mir untersuchte Rasse eine kleine zu sein. Der Kerndurchmesser ist nach FRANCÉ 2—7 μ, ich fand dies 2,4 μ an kleinen und 3,9—4,8 μ an großen Exemplaren. Der Durchmesser des Nucleolus ist an großen Exemplaren 1,6 μ, an kleinen 0,8 μ. Die Länge der Geißel ist — wie allbekannt und wie es auch von FRANCÉ angegeben wird — viel größer als die der Zelle, nach meinen Messungen verhält sich die Länge der Geißel zur Länge des Körpers wie 10:7. Die Länge der Geißel eines 14,4 μ langen Individuums war 28,2 μ, die eines 9,6 μ langen 16,0 μ. Die Dicke der Geißel ist nicht in der ganzen Länge dasselbe; im größten Teil ungefähr in $^{13}/_{14}$ ist die Geißel gleich dick und nur $^{1}/_{14}$ ist sie ein sich allmählich verjüngender und sehr fein ausgezogener Faden; dieser Endteil der Geißel ist recht flexibel, der übrige scheint starrer zu sein. Diese Flexibilität kann vielleicht von einer Fibrille herrühren, die die Achse der Geißel bildet wie dies HARTMANN (Handbuch p. 1186) für die Geißeln überhaupt angibt. Die Länge der Geißeln eines 11,2 μ langen Exemplars, dessen Geißeln sich zufolge gerader Ausstreckung recht gut zur Abmessung eigneten, betrug 22,4 μ, die Länge des dickern Teiles war 20,8 μ, die des dünnen 1,6 μ, das Verhältnis der ganzen Länge zu jener des dünnen Teils ist 22,4 : 1,6 = 14.

Die Dicke der Geißel kann man nur beiläufig auf 0,2—0,3 μ angeben, die des Dünneren kann nur 0,1 μ oder noch weniger sein.

Es ist ein ziemlich interessantes Verhältnis zwischen dem Volum des ganzen Körpers und des Kernes, also zwischen dem Volum des Plasmas und Kernes. Um dieses Verhältnis bestimmen zu können, nehme ich den Körper von *Polytoma uvella* für prismatisch, den Kern aber für kubisch. Nachdem sich hier die Berechnungen nicht auf absolute, sondern nur auf relative Größe beziehen, läßt sich dies ohne Gefahr eines falschen Resultates durchführen. Diese Verhältnisse sind bezüglich der Länge 8 : 6, in der Breite 5 : 2. Das Volum der großen in prismatischer Form gedachten Exemplare beträgt 8×5×5 = 200, der kleinen 6×2×2 = 24, wenn wir das Volum der großen in 200 der kleinen in 25 angeben, so sind die Verhält-

nisse wie $4 \times 4 \times 4 = 64$, und $2 \times 2 \times 2 = 8$, $64 : 8 = 8$. Der Durchmesser des Nucleolus ist im größeren 1,4, im kleineren 0,7, die Größe ihrer Durchmesser ist also 2 : 1, ihr Volum $2 \times 2 \times 2 = 8$. $1 \times 1 \times 1 = 1$, $8 : 1 = 8$. Diese Verhältnisse sind deswegen interessant, da sie bestätigen, daß ein kleines Individuum genau einem Achtel eines großen entspricht und zwar sowohl im ganzen Volum als auch im Volum der Kerne und Nucleolen: dies beweist aber, daß die kleinen Individuen einer dreifachen Teilung der Großen entstammen.

Aus den Maßen sowie Größenverhältnissen der Geißellänge und Zellgröße der großen und kleinen Individuen läßt sich auch ein Blick auf das Wachstum von *Polytoma uvella* werfen. Es läßt sich schließen, daß zu allererst die Geißel heranwächst, da diese auch an den kleinen Exemplaren nur um weniger kürzer ist als an den großen. Nun folgt die Verlängerung des anfangs fast runden Körpers, womit ein Längswachstum verbunden zu sein scheint. Auf dieses folgt das Wachsen in der Breite und Dicke und nur wenn die Zelle, d. h. wenn das Plasma der Zelle seine typische Größe erreicht hat nur dann erreicht auch der Kern seine typische Größe. Das Wachsen wird also zuerst an der Geißel beendet, darauf folgt das des Längs-, dann des Querdurchmessers der Zelle und zu allerletzt erreicht der Kern seine typische Größe.

Protoplasma. Das Protoplasma von *Polytoma uvella* ist feinwabig, diese Struktur läßt sich in der Umgebung des Kernes am Geißelpol beobachten, am anderen Pole ist aber das Plasma meist mit Stärkekörnerchen vollgepfropft. In jenen Individuen, welche mit der Flemming'schen Lösung fixiert und mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt wurden, konnte ich dunkelgefärbte Klumpen beobachten, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist. Vielleicht sind es die von Sassi (47) für das Plasma von *Polytoma uvella* angegebenen Volutinkörperchen.

In den mit Giemsa-Lösung gefärbten Präparaten konnte ich oft ein rotgefärbtes Gebilde auffinden, welches genau an der Stelle anzutreffen war, und auch diese Größe und Form besaß, wie der Augenfleck der lebenden Individuen. Vielleicht entspricht es auch diesem Gebilde, doch hatte ich mich damit nicht näher beschäftigt.

Chromatophoren resp. Leucoplasten ließen sich auch mit der Färbung nicht nachweisen, mit Bordeauxrot färbt sich aber diese Stelle des Plasmas, in welcher bei den *Chlamydomonaden* das Chromatophor sich befindet, tief dunkelrot.

Die beiden kontraktilen Vakuolen an den Geißelpolen lassen sich auch an den fixierten und gefärbten Präparaten wohl erkennen (Taf. 12 Fig. 6). Andere Vakuolen traf ich nie an.

Die Länge und Form der Geißeln habe ich schon besprochen, nun muß ich über ihre Beschaffenheit und Fixierung berichten. Die Oberfläche der Geißeln scheint von einer gallertigklebrigen Hülle überzogen zu sein, diesem schreibe ich es zu, daß oft beide Geißeln eine kürzere oder längere Strecke miteinander wie verklebt zu sein scheinen und sich nur in einer gewissen Entfernung von der Zellenoberfläche trennten.

Eine jede Geißel entspringt, wie es schon H. N. Maier (p. 145) angibt, von einem Basalkorn; beide sind abgerundet, ihr Durchmesser ist nicht größer, wie der Durchmesser der Geißel, er beträgt also ungefähr 0,2—0,3 μ. Oft erscheinen die Basalkörperchen in den Präparaten so, wie wenn sie nicht eine runde, sondern eine längliche Form hätten, also stäbchenförmig wären. Diese Beobachtung läßt sich dadurch erklären, daß sich nicht nur die Basalkörperchen, sondern auch der damit zusammenhängende Teil der Geißeln tief schwarz färbt und zufolge des umgebenden mucinösen Periplastes bei der Differenzierung die Farbe nicht entläßt. Beide Basalkörperchen liegen nahe aneinander und scheinen durch eine Fibrille (Lateronema) miteinander verbunden zu sein (Taf. 12 Fig. 6). In manchen Fällen erhält man Bilder, wie wenn beide Geißeln von einem Basalkörper entspringen möchten, die Ursache dieser Erscheinung ist gewiß darin zu suchen, daß wir in diesem Falle die Zelle wie von der Seite betrachten, zufolgedessen das eine Basalkörperchen vom anderen verdeckt wird (Taf. 12 Fig. 2, 14).

Meist sind die Geißeln nach dem mitgeteilten Modus im Plasma befestigt. Doch bekommt man oft abweichende Bilder, welche anscheinend mit dem Lebensalter, vielleicht auch mit cyklischen Veränderungen in Zusammenhang stehen. In den meisten Fällen — wenn der Kern ungefähr die Mitte [1]) der Zelle einnimmt — kann man zwischen dem Kern und der Geißelwurzel keine Verbindung konstatieren. An ausgebildeten und anscheinend vor der beginnenden Teilung stehenden Individuen kann man oft beobachten, daß von den Basalkörperchen ein aus äußerst feinen Fibrillen bestehender Kegel entspringt, welche entweder schon an der Ursprungsstelle zur Kegelbildung übergehen, oder aber an ihrer Ursprungsstelle

[1]) Richtig angegeben nimmt der Kern nicht die Mitte der Zelle ein, er ist vielmehr der distale Umriß des Kernes, welcher eben im Mittelpunkt fällt. Die Kernmitte fällt auf $^7/_8$, $^4/_7$ oder $^5/_9$ der Zellenlänge.

einen einheitlichen dicken Strang bilden, welcher nur in einer gewissen Entfernung in den Kegel übergeht.[1]) An solchen Individuen, welche sich zur Teilung vorbereiten und an welchen der Kern ganz dicht an das innere Ende der Basalkörperchen sich anlegt, läßt sich oft, aber nicht immer, eine fibrilläre Verbindung nachweisen; es kommt ferner auch vor, daß der Kern dicht an die Basalkörperchen sich anschließt, so daß zwischen ihnen überhaupt keine Fibrille vorhanden ist.

An kleinen, jungen Exemplaren ist zwischen Kern und Basalkörperchen entweder überhaupt keine Verbindung zu konstatieren, oder aber von einem der Basalkörperchen entspringt eine Fibrille, welche mit einem der Innenseite der Kernmembran anliegenden Korn befestigt ist. Dieses innerhalb der Kernmembran liegende Korn hängt dann durch eine gerade Verbindung mit dem Nucleolus zusammen, und entspricht nach der Hartmann'schen Deutung einem aus dem Caryosom ausgewanderten Centriol. Diese Befestigungsart der Geißeln ist dieselbe, die schon von Dangeard für *Polytoma uvella* angegeben (8, p. 2—3) und von H. N. Maier bestätigt wurde (34, p. 145).

Wie aus dem Mitgeteilten zu ersehen ist, besteht ein sehr verschiedenes Verhalten in der Verbindung der Basalkörperchen und des Kernes. Diesen verschiedenen Verbindungen der Basalkörperchen mit dem Kern resp. den verschiedenen Arten der Verankerung der Geißel kommt ein gewisser Interesse zu, da die Geißelbefestigung an Flagellaten ziemlich konstant zu sein pflegt, weshalb auch von M. Hartmann verschiedene Typen aufgestellt wurden, von welchen an *Polytoma* Typus 1 b und 2 vorkommt. Weiter unten werden wir sehen, daß diese interessante Tatsache mit der Kernteilung und Entwicklung der Geißel zusammenhängt.

Der Kern.

Der Kern ist ein bläschenförmig, mit Membran, Nucleolus und einem an der inneren Seite der Kernmembran anliegenden Centriol,

[1]) An *Chlamydomonas Ehrenbergii* kann die Verbindung zwischen Kern und Basalkörperchen auch verschieden sein. Der Kern kann nämlich entweder hart an die Basalkörperchen sich anlegen, so daß für Fibrillen ein Platz bleibt, oder aber der Kern ist gegen die Mitte gerückt und zwischen Basalkörperchen und Kern resp. Centriolen kann sich ein Fibrillenstrang befinden. An *Chlamydomonas obtusa* fand ich zwischen den Basalkörperchen und dem Kern einen ziemlich dicken Fibrillenstrang. An *Chlamydomonas pulvisculus* soll nach H. N. Maier (34) von dem einen der Basalkörper eine Fibrille entspringen, welche in einer an der äußeren Oberfläche des Kernes befindlichen Verdickung heftet.

welcher mit einem geraden Bindeteil mit dem Nucleolus in Zusammenhang steht. Der Kern befindet sich in der Ruhe gegen die Mitte der Zelle [1]) und zwar liegt die untere Hälfte ziemlich genau in der Mitte.

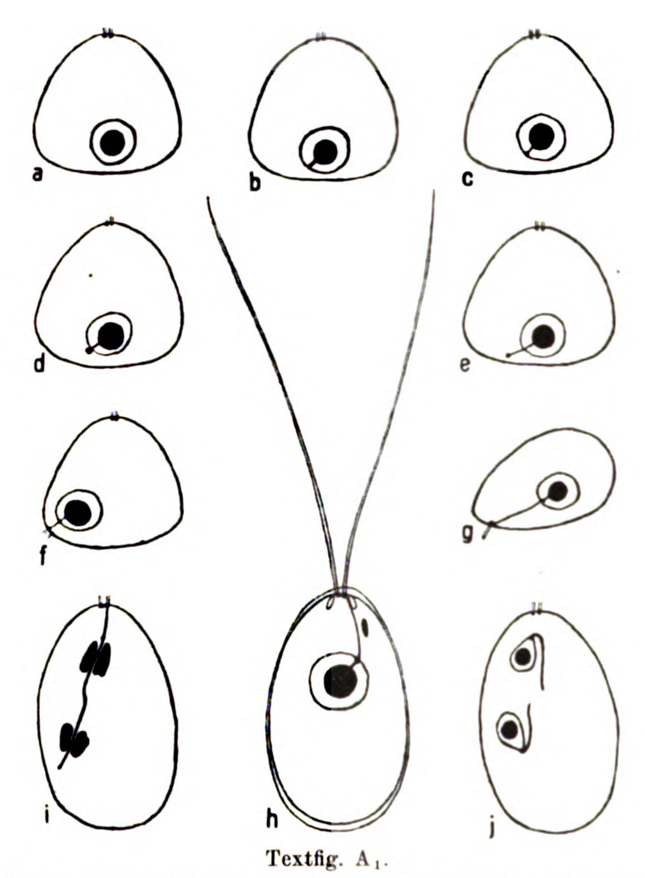
Der ruhende Kern ist also ein Nucleoluskern, mit Membran und wandständigem Centriol. An dem sich zur Teilung vorbereitendem Kern ist zu allererst eine Vergrößerung zu konstatieren, sowie auch eine Verschiebung des Nucleus von der Mitte der Zelle. Wenn dies zu bemerken ist, gerät der Kern — vielleicht zufolge einer Zusammenziehung des erwähnten Fibrillenkegels in die nächste Nähe der Basalkörperchen. In diesem Stadium macht der Kern oft ganz den Eindruck, wie ein Kerne der Metazoeneier, welche sich in der Bildung von Richtungskörperchen befinden. Nun scheinen vom Nucleolus radiäre Stäbchen zu entspringen, durch welche an die Innenseite der Kernmembran Chromatin befördert wird, welches in Form kleiner Kügelchen ähnlich den Centriolen eine peripherische Chromatinzone bildet (Taf. 12 Fig. 10; Taf. 13 Fig. 34). Diese aus Chromatinkügelchen bestehende Zone hat schon FRANCÉ beobachtet. abgebildet und beschrieben und gibt an, daß sie in einer sehr allmählich steigenden Spirale angeordnet sind (23, p. 323). Diese Chromatinkügelchen scheinen sich dann in kürzere oder längere Chromatinschleifen zu entfalten, welche insgesamt ein Spirema bilden, doch habe ich nie ein einheitliches Spirem beobachtet. Diese Spiremabänder sind anfangs dünner und scheinen in größerer Zahl und größerer Länge vorhanden zu sein, später verkürzen sie sich und werden auch dicker und breiter.

Nun zerfallen die Bänder des Spirems in kürzere, gleichlange Stücke. Während all diesen Veränderungen ist der Nucleolus sowie die Kernmembran vorhanden. Wie HARTMANN für *Chlorogonium* angibt (Die Kernteilung von *Chlorogonium elongatum* DANG. Sonderabdruck aus den Sitzungsberichten der Gesellschaft naturforschender Freunde,

---

[1]) Während der Teilung macht der Kern eine Wanderung in der Zelle. Vor der ersten Teilung wandert er von der Zellmitte an den Geißelpol; nach der ersten Teilung bleibt der eine Kern oben, der andere rückt an die Seite gegen die Mitte zu. Nun schließen sich beide Kerne eng an die nach der Teilung der entstehenden Furche bei der zweiten Teilung voneinander wieder; nach der zweiten Karyokinese stehen alle vier Kerne in der Mitte jeder Zelle einander genähert. Bei dem Heranwachsen der vier Zellen entfernen sich die vier Kerne wieder voneinander und rücken gegen die Mitte der Zellen. Bei der dritten Teilung entfernen sich die Kerne abermals, und bei der Ausbildung der Ruhekerne nähern sie sich wieder, um dann sich voneinander zu entfernen und in die Mitte der acht Teilhälften zu wandern (vgl. Textfiguren).



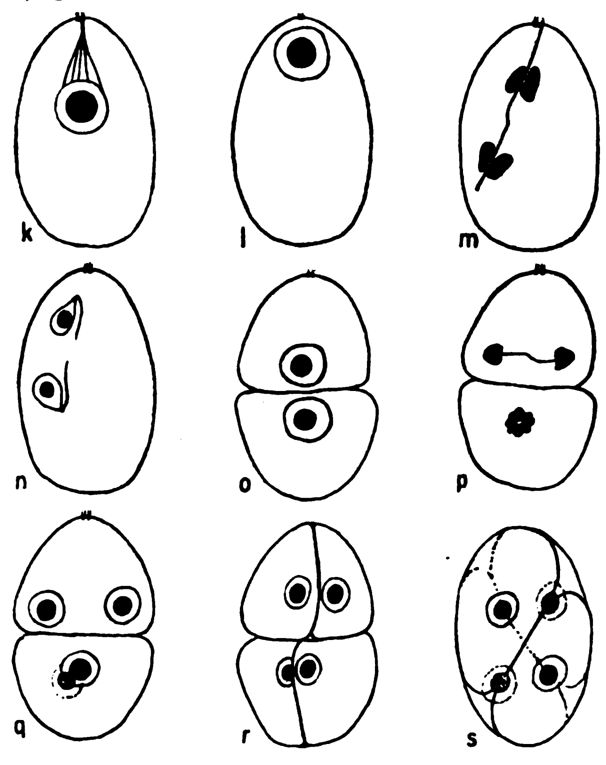


Textfig. A_1.

Umrißzeichnungen nach den beigelegten Tafelfiguren zur Veranschaulichung der Centren-, Rhizoplast- und Geißelverhältnisse sowie Geißelentwicklung.

a, Ruhekern mit Nucleolus (Taf. 12 Fig. 29); b, aus dem Nucleolus sproßt ein Chromatinstäbchen hervor (Taf. 12 Fig. 2); c, des Stäbchens Endteil sondert sich ab und wird zum Centriol (Taf. 12 Fig. 28); d, das Centriol passiert die Kernmembran und wird zum Präbasalkörperchen (Taf. 12 Fig. 30); e, durch Heranwachsen und Teilung des Präbasalkörperchens entsteht das Rhizoplast (= Rhizonema) (Taf. 12 Fig. 31): f, das Rhizonema verlängert sich, so geriet das Ende zur Pellicula und bildet unter diesem das eine Basalkörperchen (Taf. 12 Fig. 32); g, das Basalkörperchen teilt sich, durchdringt das Periplast, wächst zur Geißel mit Endkörper (Telosoma) aus (Taf. 12 Fig. 33); h, eine entwickelte Polytoma, mit richtigen Verhältnissen gezeichneter Kerngröße, Geißellänge, Kernlage, Rhizonema, Kern mit Nucleolus, Nucleonema, Centriol, Rhizonema, Lateronema, zwei Basalkörperchen, kontraktile Vacuolen und Stigma. Das Periplast und Zellumhüllung sind in richtigen Verhältnissen angegeben; i, Zusammenhang von Basalkörperchen mit der Centrodesmose (Taf. 12 Fig. 23); j, Centrodesmosenriß nach der Kernteilung (Taf. 12 Fig. 26).

Berlin 1916 p. 348) geben somit die Chromosomen auch an *Polytoma* „ausschließlich aus dem Außenkern hervor, wie Dangeard zuerst beobachtete, später Reichenow für *Haematococus* und Doflein soeben



Textfig. A_2.

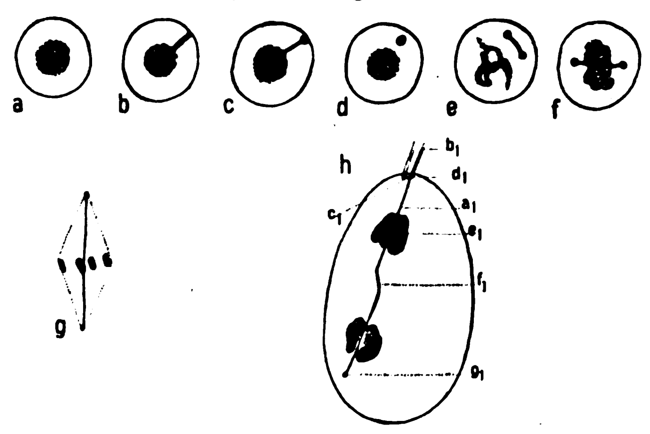
k—s, Umrißzeichnungen zur Darstellung der Kernwanderung sowie Zellformänderung, welche sich bei der Teilung abspielt.

k, Kern in der ruhenden Zelle mit den Basalkörperchen durch Fibrillenkegel verbunden (Taf. 12 Fig. 1); l, der zur Teilung vorschreitende Kern geriet in die Nähe der Basalköperchen (Taf. 12 Fig. 11); m, Kernwanderung im Laufe der ersten Teilung (Taf. 12 Fig. 22); n, der Riß der Centrodesmose nach der ersten Kernteilung (Taf. 12 Fig. 26); o, Abschluß der ersten Teilung, die Zelle ist ein halbiertes Ellipsoid, der Kern in der Nähe der Teilungsebene (Taf. 12 Fig. 29); p, Anfang der zweiten Teilung, die Spindeln stehen senkrecht zueinander (Taf. 13 Fig. 47); q, Ende der zweiten Kernteilung; r, Abschluß der Zellteilung, die Zellen bilden $^{1}/_{4}$ Ellypsoide; s, das Heranwachsen der Teilhälften.

für *Polytomella* bestätigt haben". Nach der Entwicklung der Chromosomen verschwindet so der Nucleolus wie auch die Membran, die Kernbestandteile nehmen von einer hyalinen Schicht umgeben einen ziemlich großen Teil der Zelle ein. Im Kern scheint sich viel Kern-

saft zu sammeln und nun wurden paarweise angeordnete (gekoppelte) Chromosomen beobachtet, wie an *Chlorogonium* nach HARTMANN und *Polytomella* nach DOFLEIN (Taf. 12 Fig. 13).

Wie das Centriol entsteht und wie es sich bei der Teilung verhält, darüber kann ich folgendes angeben.



Textfig. B.

Entstehung vom Centriol und der Centrodesmose.

a = Ruhekern (Taf. 12 Fig. 1).
b = Stäbchenfortsatz (Taf. 12 Fig. 2).
c = Absonderung des Centriols, Caryoplast (Taf. 12 Fig. 4).
d = Fertiges Centriol-Caryoplast (Taf. 12 Fig. 5).
e = Teilung des Caryoplast, Desmose innerhalb der Kernmembran, doch separat vom Chromatin (Taf. 13 Fig. 35, 37).
f = Weiteres Teilungsstadium des Caryoplast. Desmose verläuft innerhalb der Kernmembran oberhalb des Chromatins (Taf. 13 Fig. 36).
g = Äquatorialplatte. Kernmembran verschwunden. Centrodesmose (Taf. 13 Fig. 41).
h = Polplatten. Centrodesmose in der Mitte mit Wechsel. Die Desmose verläuft von einem Centriol zum anderen, oberhalb der Chromatinmasse. Das nördliche Centriol mit dem Basoplast, dieser mit dem Lateroplast mit dem anderen Basoplast verbunden (Taf. 12 Fig. 22—24).

a_1 = Centrodesmose, b_1 = Geißel, c_1 = Lateronema, d_1 = Basoplast, e_1 = Chromosome, f_1 = Wechsel, g_1 = Centriol.

Am Nucleolus entsteht ein Vorsprung, welcher zu einem fingerförmigen Stäbchen wird, der die Kernmembran erreicht. Das Ende dieses Stäbchens schwillt an, der Verbindungsteil wird zu einem dünnen Faden. So, durch eine Art Knospung, entsteht also ein abgerundetes Korn, welches sich der Innenseite der Kernmembran anschmiegt. Nun löst sich die Verbindung zwischen dem Korn und dem Nucleolus. Das so entstandene Korn ist das Centriol, welches

sich teilt. Zwischen den Teilhälften ist ein verbindender Faden, Desmose zu bemerken, welcher oberhalb des Nucleolus sich plaziert und infolgedessen oberhalb des Nucleolus oder der sich bildenden Chromosomen als ein lebhaft sich färbender Faden zu beobachten ist (Taf. 13 Fig. 35, 36). Beim Schwinden der Kernmembran entfernen sich die Centren voneinander, infolgedessen läßt sich, während die Chromosomen zur Äquatorialplatte sich anordnen, eine oberhalb der Chromosomen sich fortsetzende Desmose beobachten, welcher auch bei der weiteren Anordnung der Chromosomen zu den Tochterplatten sich nachweisen läßt. Von den Centriolen dringt das eine gegen die Geißelwurzel zu, das andere wandert in entgegengesetzter Richtung gegen die Mitte und Oberfläche der Zelle und nimmt eine schiefe Längsrichtung zur Zellachse ein. Zwischen den Centriolen ist die Desmose oft gut zu sehen. Die Richtung der Achse des Kernspindels steht schief zur Längsachse der Zelle (vgl. Taf. 12 Fig. 16, 17).

Die richtige Bestimmung der Zahl der Chromosomen ist schwierig; ich habe in der Äquatorialebene 16, 8, ja sogar nur 4 Chromosomen angetroffen. Dangeard, der die Zahl der Chromosomen von *Polytoma* zuerst gezählt hat, schreibt (7), daß er bald 4, bald aber 6 zählte und glaubt, daß ihre richtige Zahl auf 6 zu bestimmen sei. An *Parapolytoma* ist die Zahl der Chromosomen nach A. P. Jameson 8. Ich habe, wie gesagt, 4, 8 und 16 Chromosomen gezählt. Ob diese verschiedene Zahl der Chromosomen mit einer Reduktion oder aber mit Rassenverschiedenheit in Zusammenhang steht, konnte ich nicht einwandfrei entscheiden. Zugunsten dieser letzteren Auffassung möchte die Angabe Dangeard's sprechen, welcher auch eine dritte Zahl (6) angegeben hat.

Aber nicht nur die Zahl, sondern auch die Form der Chromosomen ist so verschieden, daß ich mich damit etwas eingehender beschäftigen will. In den Spindelfiguren, also in seitlicher Ansicht erscheinen die Chromosomen abgerundet oder elliptisch ziemlich dick und bohnenförmig, in Polansicht hingegen kreisförmig, einigemal herzförmig; wenn sie dünner waren wie in einigen Fällen, erschienen sie auch U- und V-förmig.

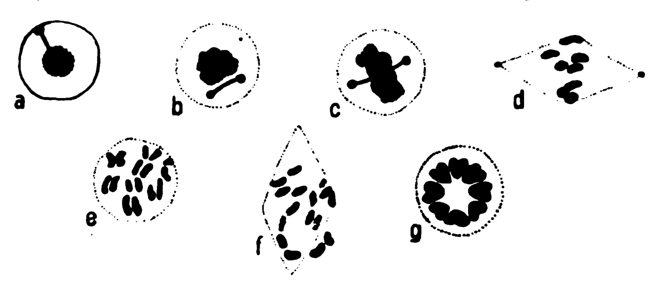
Die so verschiedene Form der Chromosomen läßt sich vielleicht damit erklären, daß sie eine Formänderung durchlaufen. Nach der Aufteilung des Spirembandes sind sie vielleicht V- und U-förmig und dünner, wenn sie sich um etwas zusammenziehen, werden sie herzförmig, dauert die Kontraktion noch länger, so werden sie bohnenförmig und endlich abgerundet, elliptisch oder rund.

In der Äquatorialplatte kann man in Spindelansicht die Spindelfasern gut unterscheiden, welche sich von Centren (Centriolen) zu den Chromosomen verfolgen lassen; wo die Spindelfasern konvergieren, sind Centren (Centriolen) zu beobachten, welche miteinander durch eine Desmose verbunden sind.[1])

Nach der Ausbildung der Äquatorialplatte beginnt die Polwanderung der Chromosomen. Anfangs sind die Chromosomen in den Polplatten distinkt voneinander zu unterscheiden, bald verkleben sie aber zu einer Chromatinmasse, besonders in diesen Stadien ist die von Pol zu Pol ziehende Desmose gut sichtbar, welche nicht nur zwischen den Spindelfasern, sondern auch durch die Polplatten sich verfolgen läßt. Sehr charakteristisch ist es für die Desmose, aber nur in Polplattenstadien bemerkbar, daß an der Stelle der ehemaligen Äquatorialplatte eine eigentümliche S-förmige Krümmung zu bemerken ist. Diese Biegung, Krümmung soll nach NÄGLER's Mitteilung beweisen, daß die Kraft, unter dessen Herrschaft die Desmose steht, keine Zieh-, sondern eine Druckkraft ist. Diesbezüglich glaube ich noch folgendes hinzufügen zu können. Ich denke nämlich, daß wir es hier — wenn man den Vergleich machen darf — mit einem ähnlichen Phänomen zu tun haben, wie bei Ranken von Kletterpflanzen, welche sich anklammern. Auch bei der Desmose haben wir zwei Fixpunkte: die Centriolen, von welchen anscheinend die Kraft ausgeht, welche auf der Desmose fortgepflanzt wird und, da die Kräfte von zwei Fixpunkten ausgehen, treffen sie sich in der Mitte, wo ein ähnlicher „Wechselpunkt" entsteht, wie bei der Anklammerung einer Ranke zwischen dessen Fixpunkten des Rankenendes und Ursprungsstelle der Ranke. Aus den Polplatten bilden

[1]) In Hinsicht der Desmose muß ich einige Bemerkungen machen. Und zwar muß ich bemerken, daß ich Desmosen sowie auch Centriolen nur mit der ursprünglichen HEIDENHAIN-Methode zu Gesicht bekam, und auch mit dieser mußte ich viele Teilungsstadien durchmustern, bis ich einige klare Bilder bekam. Mit der ROSENBUSCH'schen Modifikation derselben Methode erhielt ich nie so schöne Bilder, wie mit der ursprünglichen. Eine Desmose scheint auch verschieden zu entstehen. Man kann von einer echten Desmose sprechen, wenn man wirklich von Centriol zu Centriol ziehende Verbindung vor sich hat, und von einer falschen, wenn eine Desmose durch Zusammenballen von Lininfäden entsteht. Zumeist bekommt man diese Bilder und seltener die ersten, weshalb man an nicht gelungenen Präparaten geneigt ist eine Centrodesmose in Abrede zu stellen. Oft täuscht auch die Teilung von Chromosomen eine Desmose vor, wenn zwei Chromosomen bei der unvollendeten Teilung mit einem Faden (Desmose) miteinander verbunden sind. Die Desmosen an Anfang- und Endstadien der Teilung scheinen oberhalb der Chromosomen zu verlaufen.

sich nun die neuen Kerne, deren Nucleolus anfangs zufolge der Entstehung aus zusammengeballten Chromosomen unregelmäßige, höckerige Umrisse hat, und erst später sich abrundet. Nun verschwindet das Centriol. Anfangs kann man zwar ein mit dem Nucleolus geradlinig verbundenes Körperchen beobachten, bald scheint aber auch dies zu verschwinden, der Nucleolus wird von einem hellen Hof, und dieser von der Kernmembran umgeben.



Textfig. C. Verlauf der Teilung mit 8 Chromosomen.
a = Absonderung des Centriols (Taf. 12 Fig. 4).
b, c = Teilung des Centriols (Taf. 13 Fig. 36, 37).
d = Spindel mit Centren (Taf. 13 Fig. 44).
e = Äquatorialplatte, Koppelung der acht Chromosomen (Taf. 12 Fig. 13).
f = Wanderung der Chromosomen (Taf. 12 Fig. 18).
g = Polplatte, acht Chromosomen (Taf. 13 Fig. 46).

Der eben mitgeteilte Teilungsmodus scheint am öftesten, jedoch nicht immer gleich zuverlaufen. Ich habe nämlich auch solche Teilungsbilder beobachtet, welche darauf hinweisen, daß auch ein von dem Mitgeteilten verschiedener Teilungsmodus vorkommt, welcher mit der von A. P. Jameson beobachteten Teilung von *Parapolytoma* ähnlich zu sein scheint. Bei der Teilung von *Parapolytoma satura* sind nach Jameson keine Centren und auch keine Desmose zu beobachten, die Achse der Kernspindel steht senkrecht zur Körperachse, die ganze Mitose spielt sich innerhalb der Kernmembran ab. Auch bei *Parapolytoma* entwickeln sich Chromosomen in der Zahl 8—16, doch ist die Entstehung der Chromosomen eine von der Bildung von Chromosomen bei *Polytoma* ganz verschiedene. Dies spielt sich nach A. P. Jameson folgendermaßen ab: Die Umrisse des sich zur Teilung vorbereitenden Kernes werden unregelmäßig, die Kernmembran wird in Zipfel ausgezogen, der Nucleolus zerfällt in ungleichmäßige Körner. Die Chromatinkörner vereinigen sich in eine unregelmäßige Spirale (?) welche sich ungefähr in der Mitte der Spindelfigur plaziert. Ähnliche Stadien kann man auch an *Polytoma* auffinden, jedoch mit der Modifikation, daß an *Polytoma* bei der Spindelentwicklung keine

Kernmembran zu beobachten ist. Nach der Entwicklung der besprochenen Stadien zerfällt das Chromatin in U- und V-förmige Stücke, welche Chromosomen darstellen. (An *Parapolytoma* sind die Chromosomen stäbchenförmig.) Nach der Entwicklung der Chromosomen, scheint sich die Teilung in der oben beschriebenen Weise abzuspielen, was ich aus der Tatsache schließe, daß ich im weiteren Verlauf der Teilung eine Verschiedenheit nicht konstatieren konnte.

Außer den mitgeteilten Teilungsfiguren kann man auch noch andere auffinden, welche sich in die Reihe der eben geschilderten nicht einreihen lassen. So konnte ich beobachten, daß sich in manchen Fällen typische Chromosomen nicht entwickeln, statt ihnen habe ich kleine runde Körperchen angetroffen, welche in mehreren Gruppen und in größerer Zahl an den Lininfäden angeheftet erschienen, und welche so eine aus unregelmäßig angeordneten Klümpchen gebildete Polarplatte vortäuschten. Zwischen den einzelnen Chromatinkügelchen konnte ich oft Desmosen konstatieren (Taf. 13 Fig. 63—66). Eine solche Desmose ist tatsächlich keine Centrodesmose, sondern eine Verbindung zwischen Chromosomen. Interessant ist es, daß ganz ähnliche Bilder von Dobell für *Amoeba lacertae* abgebildet werden (13, Taf. 7 Fig. 9). Aber nicht nur in solchen abnormen (pathologischen?) Teilungen habe ich Desmose zwischen Chromosomen beobachtet, sondern auch bei anscheinend normaler Teilung (Taf. 12 Fig. 19). Die angegebenen Befunde scheinen darauf hinzuweisen, daß die Teilung von *Polytoma uvella* nicht immer nach dem gewöhnlichen Schema verläuft, vielmehr daß oft mit den äußeren Lebensbedingungen zusammenhängende Abweichungen vorkommen können.

Die Teilung in 4 und 8 Zellenstadien verläuft im Kern ganz ähnlich, wie bei der Zweiteilung mitgeteilt wurde. Wollte ich den Verlauf dieser Teilungen beschreiben, so müßte ich das schon Beschriebene widerholen. Ich will nun dies vermeiden und nur angeben, daß ich auch bei der Vierteilung Centren, Desmose, Chromosomen genau so beobachtet habe, wie oben angegeben wurde, wie die beigelegten Abbildungen beweisen, habe ich auch hier alle Stadien der Teilung beobachtet.

Wie allbekannt, nehmen die geteilten Kerne einer Zelle also in dem Zustand, in dem zwei Kerne im Plasma vorhanden sind, eine seitliche Stellung an und die Teilungsebene entsteht als eine zwischen beiden verlaufende und auf die Spindelachse senkrechte Furche. Auch ist es allbekannt, daß in dem Stadium, in dem die Kerne in die

Vierkernteilung sich begeben, sich so anordnen, daß die Teilungsachse, die Spindelachsen der sich teilenden Kerne rechtwinklig aufeinander stehen. Dies ist die Ursache, daß in Teilungspaaren, welche im Spindelstadium sind, die eine Spindel immer von der Seite, die andere aber vom Pol zu sehen ist.

Wie gesagt, sind auch bei der zweiten Teilung, bei der Teilung in vier Zellen, Centren, Desmose und Chromosomen wohl zu beobachten. Sehr schön sind die Bilder, welche die Spindel von der Seite zeigen, zufolgedessen man deren Centren (Centriol) sehr gut beobachten kann. Sehr überzeugend ist in dieser Hinsicht das auf Fig. 42 und Fig. 43—44 abgebildete Teilungspaar. Alle drei Abbildungen beziehen sich auf dasselbe Exemplar und man konnte die Centriolen in beiden Zellenpaaren deutlich beobachten, aber nur dann, wenn man die Zelle rollte, da, wie gesagt, die Spindelachsen aufeinander im rechten Winkel stehen. Fig. 44 ist im Vergleich zu Fig. 43 um 90° und Fig. 42 um 180° gedreht.[1])

In Hinsicht auf die dritte Teilung, auf die Teilung in 8 Zellen, muß ich bemerken, daß — wie es aus der Abbildung ersichtlich ist, auch hier Centriolen aufzufinden sind. Leider habe ich von dieser Teilung nur die zwei abgebildeten Stadien aufgefunden (Taf. 13 Fig. 52, 53).

Nach der Kernteilung und Rekonstruktion des Neukerns folgt die Ausbildung der *Polytoma*-Zelle, nämlich Wachstum der Zelle sowie Entwicklung der Geißeln. Letztere beginnt auch an *Polytoma* so wie nach den Untersuchungen SCHAUDINN's, PROWAZEK's, HARTMANN's und vieler anderer Forscher an Flagellaten überhaupt, aus dem Kern. HARTMANN schreibt: „Die Geißel der Flagellaten ist kernendogenen Ursprungs". In meinem Falle läßt dies sich auch bestätigen, da die Entstehung der neuen Geißel bis an den Kern und das Centriol sich verfolgen läßt. Um die Entstehung der Geißel besprechen zu können, müssen wir uns an den Ursprung des Centriols erinnern. Wie bereits oben angegeben wurde, entstammt das Centriol von *Polytoma* aus dem Kern, und zwar aus dem Nucleolus. Ich beobachtete diesbezüglich an *Polytoma*, das man am Nucleolus zuerst eine Protuberanz beobachten kann, welche sich allmählich zu einem

[1]) Dieses Präparat hatte ich in Bremen demonstriert. Zufolge eines Malheurs konnte es aber nur von wenigen Kollegen betrachtet werden, da es zerquetscht wurde. Dies war momentan sehr unangenehm, desto größer war aber meine Freude, als ich es in Berlin wieder aufgefunden habe, und zwar jetzt um 90° gedreht, so daß ich mich vom Vorhandensein der Centriolen in beiden Zellen überzeugen und sie auch abbilden konnte.



stäbchenförmigen fingerförmigen Gebilde entwickelt. Dieses Gebilde, welches aus dem Nucleolus hevorsproßt, schwillt am distalen Ende an, der proximale Teil aber wird allmählich zu einem dünnen, fadenförmigem Gebilde, so daß man an der Innenseite der Kernmembran einen runden Körper sieht, welcher mit dem Nucleolus durch einen dünnen Faden in Verbindung steht. Das runde Gebilde stellt das Centriol dar, der verbindende dünne Faden die Nucleo-Centriolo-Desmose (Centronema), Vom Centriol entsteht nun die Geißel wie folgt. Das Centriol teilt sich in zwei Teile, der eine Teil bleibt innerhalb der Kernmembran und stellt nun das echte Centriol dar. Der andere Teil passiert die Kernmembran und gibt den Ursprung für den Basalkörperapparat. Der aus dem Kern ausgewanderte Teil teilt sich nun und wächst allmählich zu einem Faden aus, welcher Faden sich verlängernd zur Pellicula hinreicht und hier in einem runden Körperchen endigt. An der Pellicula angelangt, teilt sich das Körperchen: die eine Hälfte bleibt innerhalb der Pellicula und nachdem es sich geteilt hat und mit einer Desmose miteinander in Verbindung bleibt, bildet es die Basalkörperchen der beiden Geißel. Ein jedes der Basalkörperchen teilt sich und die Teilhälften durchdringen die Pellicula und wachsen zu einem langen Faden aus, an dessen Ende man eine kleine Kugel beobachten kann. Ist der mitgeteilte Modus der Geißelbildung richtig — woran wir nach alldem, was wir von der Entwicklung der Flagellatengeißeln wissen, kaum zweifeln können — so spielt sich bei der Geißelbildung eine vierfache Teilung ab und zwar: 1. bei der ersten heteropolen Teilung entsteht das Centriol, welches mit dem Nucleolus mit der Nucleolo-Centriolo-Desmose (Centronema) verbunden wird; 2. bei der zweiten Teilung bildet sich das Urbasalkorn, mit der Rhizodesmose; 3. bei der dritten Teilung entstehen aus dem Urbasalkörperkorn die beiden Basalkörner und ihre Verbindung der Lateralodesmoseplast; bei der vierten Teilung entstehen die Geißeln mit ihren Endkörnern.[1]) Wie das Urbasalkorn die Kernmembran passiert, ist mir unklar geblieben. Es ist aber möglich, daß es, bevor die Kernmembran gebildet wird hinaus geriet, worauf manche Figuren deuten möchten (Taf. 12 Fig. 25—27).

Die alten Geißeln scheinen, so wie auch der alte Periplast, zugrunde zu gehen, alle Teilhälften entwickeln neue Geißeln. Nachdem die Geißeln durch wiederholte Teilung und aus fadenförmigen

[1]) Es ist interessant, daß die Endkörner der sich entwickelnden Geißeln schon im Jahre 1854 Schneider beobachtet hat (49, p. 197 nach Francé), dies aber mit der Annahme erklärt, daß die Geißeln an den Schwärmern eingezogen werden.

Auswüchsen des Centriols sich entwickeln, ist es erklärlich, daß man an jungen Exemplaren von *Polytoma* einen von den Geißeln entspringenden und zu dem Centriol sich fortsetzenden Fibrillenapparat beobachten kann. Dieser Fibrillenapparat scheint an ausgewachsenen Exemplaren zu verschwinden, daß aber zwischen Basalkörperchen und dem Kern auch später eine Verbindung besteht, beweisen diese feinen Fibrillen, welche eine Art Fibrillenkegel bildend von den Basalkörperchen zum Kern zu verfolgen sind. Es scheint daß in den Fällen, in welchen zwischen dem Kern und dem Basalkörperchen keine fibrilläre Verbindung mit Färbung auszuweisen ist, ein Zusammenhang zwischen Kern und Basalkörperchen doch existiert, diesem Zusammenhang glaube ich es zuschreiben zu dürfen, daß der sich teilende Kern immer dicht unter den Basalkörperchen liegt; oft ist auch der Kern in einen Zipfel ausgezogen, welcher durch Fibrillen mit den Basalkörperchen in Verbindung steht.[1])

An *Parapolytoma satura* ist die Geißelentwicklung von jener der *Polytoma uvella* in dieser Hinsicht verschieden, da bei dieser Art nach A. P. JAMESON für eine jede Geißel ein Korn vom Kern heraustritt, an *Polytoma* fand ich aber, daß nur eines gebildet wird. Die Richtigkeit dieser Angabe denke ich dadurch stützen zu können, daß beide Basalkörner miteinander seitlich in Verbindung stehen, wie wenn sie durch Längsteilung entstanden wären. Das beide Geißeln sich aus den Basalkörperchen entwickeln, dafür spricht die Beobachtung, daß an Individuen mit noch kurzen Geißeln die Basalkörper im Verhältnis groß, an langgeißligen Exemplaren aber klein sind.

Während all diesen Veränderungen, durch welche aus einem großen Exemplar durch sukzessive Teilung 8 kleine entstehen, nimmt der Kern im Plasma immer einen anderen Platz ein. Bald ist er ungefähr in der Mitte, bald aber wandert er einem Pole zu. Über diese Kernwanderung geben die beigefügten Figuren sowie die Figurenerklärung ein besseres Bild, als langatmige Beschreibungen, weshalb ich auf diese auch verzichte; doch will ich auf eine Tatsache aufmerksam machen, welche schon von BLOCHMANN (2, p. 88) betont wurde. BLOCHMANN macht darauf aufmerksam, daß die bei der Teilung beobachtbaren Wanderungen des Kernes sowie der ganze Verlauf der Teilung mit der inäqualen Teilung viel Ähnlichkeit hat, resp. an die Furchung gewisser Eier erinnert. Die Ursache dieser

[1]) Diese Verbindung zwischen Basalkörperchen und Kern könnte die Ursache der Wanderung des Kernes zum Geißelpol bei der Teilung sein. Vielleicht sind diese Fibrillen kontraktil und ziehen so den Kern zum Geißelpol.

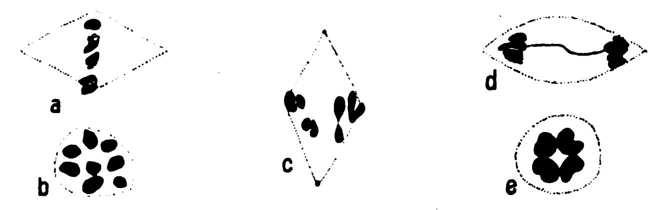
Tatsache kann einen gemeinsamen Grund in der Anhäufung von Nahrungskörpern im Plasma haben: Dotter im ersten Falle und Stärke bei *Polytoma*.

Nach J. Krassilstschik sind die durch zweifache Teilung, also auf 4 Teile geteilten Individuen meist Gameten, welche miteinander, aber auch mit großen Individuen copulieren; doch können auch große Individuen untereinander copulieren.

Ich selbst habe die Copulation trotz angewendeter Versuche nicht beobachten können. Ich kann also nur die von Krassilstschik angegebene Beobachtung aufzeichnen, nach welcher zwischen Gameten und vegetativen Individuen keine Verschiedenheit aufzufinden ist weder in Form noch in Größe und, daß kleine und große Individuen gleichfalls copulieren können. Diese Aufzeichnung Krassilstschik's ließe es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß auch in diesem Falle der Unterschied zwischen Gameten und Vegetanten (vegetativen Individuen) in der Menge des Chromatins bestehe, wofür bei Protisten mehrere Beispiele sprechen. Gewöhnlich wird dies durch die Zahl der Chromosomen am deutlichsten ausgedrückt. Wenn man dies bedenkt, so ließen sich vielleicht die *Polytomen* mit verschiedener Chromosomenzahl als Individuen normaler, resp. reduzierter Chromosomenzahl auffassen. Wäre aber dies der Fall, so dürften unter den *Polytoma* sowohl Gameten, als auch Vegetanten vorhanden sein. Es wurde bereits angeführt, daß man hinsichtlich der Chromosomenzahl bei *Polytoma* zwei Formen unterscheiden kann: solche mit 4 und solche mit 8 Chromosomen in den Polplatten und 8, resp. 16 Chromosomen in den Äquatorialplatten. Ferner gab ich an, daß die Ursache dieser Erscheinung in einer Rassenverschiedenheit ev. aber in einer Reduktionsteilung gesucht werden kann. Ist die Ursache dieser verschiedenen Chromosomenzahl in einem Unterschied zwischen gewöhnlichen Vegetanten und Gameten zu suchen, so müssen diese auch in ihrer Teilung die entsprechenden Verschiedenheiten aufweisen, welche bei der Teilung von vegetativen und generativen Individuen anzutreffen sind. Nachdem aber nach Pascher (Über die Kreuzung einzelliger haploider Organismen: *Chlamydomonas*. Berichte der Deutschen Bolanischen Gesellschaft 34. Jahrg. 1916 p. 228—242) der Generationswechsel bei *Chlamydomonas*-Arten ein solcher ist, bei welcher die vegatativen Individuen immer haploid sind und die Gameten auch dieselbe Chromosomenzahl (an *Chlamydomonas* nach Pascher 10) haben, die diploide Generation aber nur durch die Zygote dargestellt wird und die Reduktion nur in der Zygote stattfindet: kann die verschiedene Zahl

der Chromosomen in der haploiden Generation von *Polytoma* ihre Ursache auch in einem Rassenunterschied haben.

Bei der vegetativen Teilung werden die Chromosomen, wie allbekannt, der Länge nach gespalten, wodurch auf beide Teilhälften dieselbe Zahl von Chromosomen fällt, wie in den vegetativen Kernen überhaupt. Eine Erscheinung, bei welcher die Chromosomen sich der Länge nach spalten, habe ich an *Polytoma* und zwar an großen Individuen beobachtet, welche also in der ersten, d. h. in der Teilung auf zwei Individuen befanden. Diese Art von Teilung beobachtete ich an Individuen mit 16 Doppelchromosomen in der Äquatorialplatte. Doch kommen Individuen mit 16 Chromosomen in den Polplatten auch bei der zweiten Teilung vor (Taf. 13 Fig. 40, 42, 44).



Textfig. D. Teilung 4 Chromosomen.

a = Äquatorialplatte mit acht Chromosomen von der Spindelseite (Taf. 13 Fig. 41).
b = Äquatorialplatte, Polansicht, acht Chromosomen (Taf. 13 Fig. 41).
c = Wanderung je 4—4 Chromosomen (Taf. 12 Fig. 19).
d = Polplatten mit vier Chromosomen von der Spindelseite (Taf. 13 Fig. 47).
e = Dasselbe. Polansicht (Taf. 13 Fig. 47).

Diesem Teilungsmodus (Äquationsteilung) stünde die Reduktionsteilung gegenüber, bei welcher die Chromosomen sich der Länge nach nicht spalten, infolgedessen sie in toto auf beide Polplatten verteilt werden, weshalb bei dieser Teilung die halbe Chromosomenzahl den Äquatorialplatten zufällt. Jedoch wurden einige solche Individuen angetroffen, bei welchen in der Äquatorialplatte 8, in den Polplatten aber nur 4 Chromosomen waren. Da ich aber keine Längsspaltung beobachtete, ließe sich dies für Reduktionsteilung deuten. Daß aber diese zwei Teilungsmodifikationen tatsächlich der normalen (Äquations-) resp. der Reduktionsteilung entsprechen, kann nicht behauptet werden, obzwar manches dafür zu sprechen scheint. Ich darf es nämlich nicht verschweigen, daß ich auch solche Individuen abgebildet habe, in welchen auch in der Äquatorialebene der ersten Teilung nur 8 Chromosomen waren (Taf. 12 Fig. 16, 19; Taf. 13 Fig. 41, 47, 50). Ein gewisser Vorbehalt ist in dieser

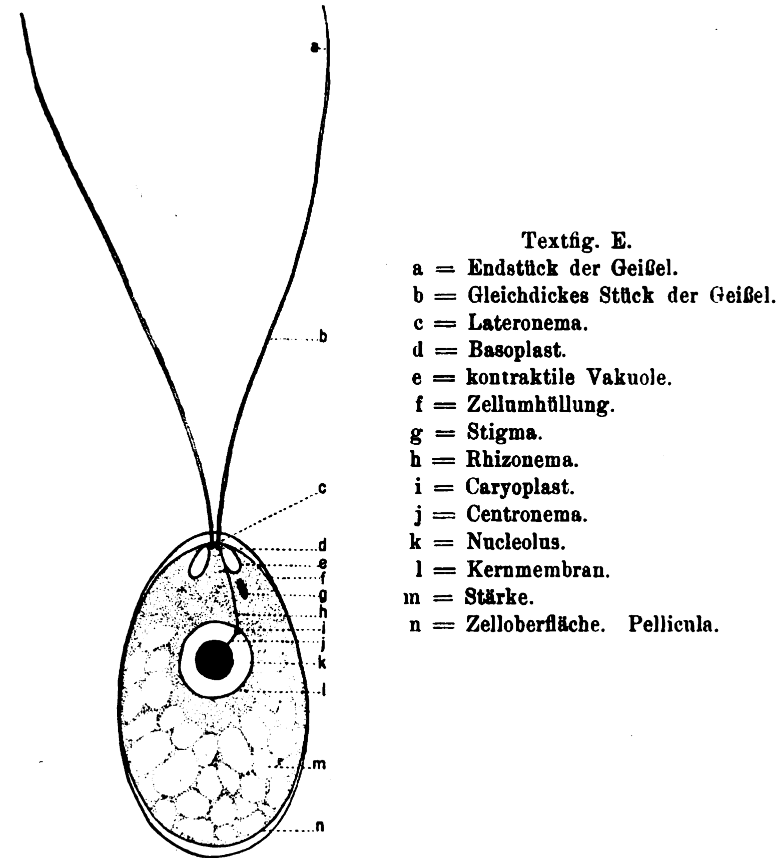
Hinsicht jedenfalls sehr angezeigt, obzwar gewisse Beobachtungen zugunsten der Äquations- und Reduktionsteilung zu sprechen scheinen. So in erster Linie die von Krassilstschik gemachte und bereits erwähnte Beobachtung, der zufolge sowohl große (ausgewachsene) als auch kleine (junge) Individuen Gameten sein können. Auch gewinnt diese Auffassung dadurch eine gewisse Wahrscheinlichkeit, daß den sich verschieden teilenden Individuen eine andere biologische Bedeutung zukäme, und zwar diese, daß durch den einen Teilungsmodus durch die Äquationsteilung vegetative Individuen mit 8 Chromosomen entstehen, durch den anderen Teilungsmodus, durch die Reduktionsteilung aber Gameten mit 4 Chromosomen. Diese Annahme wird ferner durch die Beobachtung gestützt, daß das Chromatin in der Teilung mancher Individuen eine solche Anordnung zeigt, welche sehr viele Ähnlichkeit mit der Tetradenbildung der Reduktionsteilung hat. Das Chromatin bildet nämlich in diesen Individuen eigentümliche gabelig verzweigte Schleifen und der Nucleolus ist vorhanden. Das ganze Bild ist äußerst ähnlich jenen Abbildungen, welche J. Gelei (25) in seiner Arbeit über Eireife von *Dendrocoelum lacteum* gibt (Taf. 13 Fig. 58, 59).

Doch nach der oben angeführten Mitteilung Pascher's, zufolge der die Reduktion an *Chlamydomonas* sich in der Zygote abspielt, verlieren diese Vermutungen ihre Berechtigung.

Das Resultat meiner Untersuchungen will ich in folgendem kurz zusammenfassen.

1. Die Geißeln von *Polytoma uvella* sind länger als sie gewöhnlich angeben werden. Ihr Größenverhältnis zur Körperlänge ist ungefähr 10 : 7; $^{13}/_{14}$ der ganzen Geißellänge ist ungefähr gleich dick, das letzte $^{1}/_{14}$ ist aber bedeutend dünner, endigt in feine Spitze ausgezogen, und ist im Vergleich zur längeren Hälfte sehr biegsam. Eine jede Geißel entspringt von einem runden Basalkörper, welche miteinander durch eine laterale Fibrille (Lateronema) verbunden werden, können aber mit dem Kern in sehr verschiedener Beziehung stehen und zwar: 1. gewöhnlich scheint zwischen Basalkörperchen und dem Kerne keine Verbindung vorhanden zu sein. 2. Es kann von einem Basalkörper eine Fibrille (Rhizonema) entspringen, welche sich zu dem Kern und zu dessen Centriol verfolgen läßt; das Centriol ist durch die Centriolo-Nucleolo-Desmose (Karyonema) mit diesem verbunden; diese Befestigungsart kann nur an jungen, aus der dreifachen Teilung hervorgegangenen Individuen beobachtet werden und kommt nicht oft zu Gesicht. 3. Von den Basalkörperchen entspringt ein stärkerer Fibrillenstrang, welcher

sich dann in einer gewissen Entfernung in viele Fibrillen auflöst und an mehreren Punkten des Kernes haftend, einen wahren Fibrillenkegel bildet; es kommt auch vor, daß dieser Fibrillenkegel sich eng — ohne einen zwischenliegenden stärkeren Strang — von den Basalkörperchen zum Kern fortsetzt. Diese Kernbefestigungsart konnte ich zumeist an den ausgebildeten und zwar an den meisten Exemplaren beobachten. 4. Es kommt auch der Fall vor, daß der



Textfig. E.
a = Endstück der Geißel.
b = Gleichdickes Stück der Geißel.
c = Lateronema.
d = Basoplast.
e = kontraktile Vakuole.
f = Zellumhüllung.
g = Stigma.
h = Rhizonema.
i = Caryoplast.
j = Centronema.
k = Nucleolus.
l = Kernmembran.
m = Stärke.
n = Zelloberfläche. Pellicula.

Kern sich eng an die Basalkörperchen mit sehr kurzen, oder überhaupt keinen zwischenliegenden Fibrillen anschließt. Dies habe ich meist an zur Teilung sich vorbereitenden Individuen angetroffen.

Die Geißelentwicklung stimmt im großen und ganzen mit der von A. P. Jameson für *Parapolytoma* beschriebenen überein, doch nicht in allen Details. Auch an *Polytoma* schnürt sich durch eine Art heteropole Teilung (Knospung) aus dem Nucleolus das Centriol

ab, ein Teil des Centriols passiert die Kernmembran zu einem langen Faden (Rhizonema) auswachsend, an dessen Ende sich ein kleines Korn bemerken läßt, das sich später in zwei Basalkörperchen teilt. — (An *Parapolytoma* sollen nach A. P. Jameson alle zwei Basalkörperchen separat aus dem Kern ähnlich auswandern.) Aus beiden Basalkörperchen wächst ein an seinem Ende anfangs noch mit einem kleinen Korn (Endkorn, Teloplast) versehener Faden, die aus dem Plasma hinauswachsende Geißel heran.

Im bläschenförmigen Kern kann das Außenchromatin in sehr verschiedener Weise entwickelt sein, was mit der Kernteilung resp. Ruhezustand des Kernes zusammenhängt. Eine Kernmembran ist vorhanden, an dessen Innenseite läßt sich ein Korn, das Centriol beobachten, welches mit dem Nucleolus durch eine radiäre Fibrille (Nucleolo-Centriolo-Desmose) Karyonema verbunden ist. Im Plasma bilden sich, wie es in der Literatur längst bekannt ist, Stärke- und Volutinkörner (?).

Die Kernteilung scheint durch die Teilung des Centriols eingeleitet zu werden; aus dem Centriol bilden sich schon innerhalb der Kernmembran zwei mit einem Faden verbundene Kügelchen, welche sich allmählich voneinander entfernen und an beiden Enden der später sich ausbildenden Spindel Platz nehmen. Bei der Teilung zerfällt der Nucleolus entweder in unregelmäßige Stücke, wie an *Parapolytoma*, welche sich dann zu Chromosomen formen (?), oder aber entsteht neben dem Nucleolus aus peripherischen Chromatinteilen ein geteiltes (?) Spirem, um später in Chromosomen zu zerfallen. Im Spiremzustand ist der Nucleolus vorhanden und in diesem Stadium bilden die Chromatinschleifen oft tetradenähnliche Bildungen. Im Zustande des Spirem und bei dessen Aufteilung zu Chromosomen ist die Kernmembran vorhanden und verschwindet — im Gegenteil zu *Parapolytoma*, an welcher Art sie durch die ganze Teilung erhalten bleibt, erst später. Nach der Ausbildung der Chromosomen ordnen sich diese in die Äquatorialplatte an und in nicht wenigen Fällen konnte ich beide Centriolen sowie die zwischen ihnen gebildete Desmose gut beobachten.

Die Zahl der Chromosomen ist in der Äquatorialplatte 16, in anderen Fällen 8, in den Polplatten 8 oder 4; die verschiedene Zahl von Chromosomen ist auf Rassenunterschiede zurückzuführen.

Die Form der Chromosomen kann abgerundet, bohnenförmig, herzförmig oder U- und V-förmig sein; die Ursache dieser Formverschiedenheit dürfte durch verschiedengradige Kontraktion ihrer Substanz zu erklären sein.

In der Äquatorialplatte sind die Chromosomen entweder gekoppelt, oder aber sie wandern direkt zu den Polen um Polplatten zu bilden mit 8 oder 4 Chromosomen. Auch im Zustande der Polplatten ist die Centrodesmose oft von Pol zu Pol gut zu verfolgen.

Die Chromosomen der Polplatten verschmelzen dann zu einem neuen Nucleolus und werden von Kernsaft und Kernmembran umgeben zum neuen Ruhekern. Die Kernteilung der ersten, zweiten und dritten Generation hat, abgesehen von der Koppelung der Chromosomen, einen übereinstimmenden Verlauf. Von dem Mitgeteilten scheint von besonderem Interesse die Tatsache, daß an *Polytoma uvella* die Geißelinsertion so verschieden ist. Auffällig ist dies insofern als sonst die Geißelinsertion nur in verschiedenen Arten, ja oft in verschiedenen Gruppen der Flagellaten verschieden zu sein scheint.

Interessant und vielleicht zu weiteren Untersuchungen anregend, ist auch die eigentümliche Tatsache, daß sowohl die Form, wie auch die Zahl der Chromosomen an ein und derselben Art verschieden sein kann. Die verschiedene Zahl der Chromosomen (Rassenunterschiede), ist an und für sich interessant, doch vielleicht erregt das meiste Interesse dieser Beobachtungen, daß ich Centriolen und Centrodesmose bei dieser Art und zwar in allen charakteristischen, wichtigen Stadien aufgefunden habe. Diesen Beobachtungen kommt vielleicht auch noch darum ein Interesse zu, weil an ganz nahe verwandten Arten (an *Haematococcus pluvialis* von Reichenow, *Pleodorina illinoisensis* von Merton, *Parapolytoma satura* von A. P. Jameson), kein Centriol konstatiert werden konnte und auch von Dangeard wurde es an *Polytoma* nicht aufgefunden, obzwar Hartmann schon vor 13 Jahren (1904) analoge Centren an *Volvox* aufgezeichnet hat; diese beiden Angaben lassen es für sehr wahrscheinlich erscheinen, daß Centren vielleicht auch an anderen *Volvocaceen* mit geeigneter Technik sich auffinden lassen.

Literaturverzeichnis.

*1) Baker, H. A.: Das zum Gebrauch leicht gemachte Mikroskop. Zürich 1753.
2) Blochmann, F.: Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 14 1894 p. 82—88, Fig. 2a—g.
*3) Bory de St.-Vincent: Classification des Animaux Microscopiques. „Encyclopédie méthodique." Paris 1824. Tome 11.
4) Bütschli, O.: Protozoa II. Mastigophoren. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches 1883—1884 p. 835—836.
*5) Cohn, F.: Entwicklungsgeschichte mikroskopischer Algen und Pilze usw. Nova Acta Acad. Caes. Leopold. Carol. 1854 Vol. 24 P. I. p. 101—256, Taf. 15—20.
6) Dangeard, P. A.: Recherches sur les Algues inférieurs. Ann. de sc. natur. VII. Sér. Tome 7 1888 p. 112.
7) —: Étude comparative de la Zoospore et du spermatozoïde. Le Botaniste 7e Sér. 6e fascicule 1901 Extrait p. 1—4; 3 Textfiguren.
8) —: Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le Polytoma uvella. Le Botaniste Tome 8 1901 p. 2—3.
*9) Dallinger, W. H. and Drysdale, J.: Researches on the life-history etc. Monthly micr. Journ. 1874.
10) De Toni, J.: Sylloge Algarum. Vol. I Patavii 1889 p. 556—557.
*11) Diesing, C. M.: Revision der Prothelminthen. Sitz.-Ber. d. math.-naturw. Klasse d. Akad. zu Wien Bd. 52 1865 p. 287—402.
12) —: Systema Helminthum. Vol. 1 1881.
13) Dobell, C.: Cytological studies of the species Amoeba. Amoeba lacertae Hartmann, A. glebae n. sp., A. fluvialis n. sp. (With Plates 7—11.) Arch. f. Protistenk. Bd. 34 1914 p. 139—197.
14) Doflein: F.: Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911 p. 516.
15) Dujardin, F.: Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires, Paris 1841 p. 302.
*16) Ehrenberg, Ch. G.: Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Infusorien usw. Abh. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1830 p. 84.
*17) —: Über die Entwicklung und Lebensdauer der Infusorien. Abh. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1831 p. 62.
18) —: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. p. 24—25, Taf. I Fig. 32a—c.
*19) Eichwald: Zur Infusorienkunde Rußlands. Bull. des Nat. de Moscou B. 17 1844 p. 480—635 und 702—706.
20) Entz, G. jun.: Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. Vorl. Mitteil. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 23. Jahresversammlung 1913, p. 249—252, mit 1 Taf.
21) Francé, R. H.: Zur Systematik einiger Chlamydomonaden. Természetrajzi füzetek. 15. kötet 1892 p. 273—285, Taf. IV.
22) —: Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 56 1893 p. 138—164, Taf. VIII.
23) —: Die Polytomeen, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie.

*) Die mit Stern bezeichneten Abhandlungen konnte ich nicht zu Gesicht bekommen.

Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 26 1894 H. 2 p. 295—378, mit Tafel 15—18 und 11 Textfig.

*24) Fresenius, G.: Beiträge zur Kenntnis mikroskopischer Organismen. Abh. d. Senckenb. Naturforsch. Ges. Bd. 2 1858 p. 235, Tab. X Fig. 36—38.

25) Gelei, J.: Über die Ovogenese von Dendrocoelum lacteum. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11 1913.

26) Hartmann, M.: Die Fortpflanzungsweise der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Zentralbl. Bd. 24 1904 p. 18—32, 33—61.

27) — Flagellata. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 3 1913.

28) Jameson, A. P.: A new Phytoflagellate (Parapolytoma satura n. g. n. sp.) and its method of nuclear division. Arch. f. Protistenk. Bd. 33 1914 p. 21—45, Taf. 3, mit 1 Textfig.

29) Kent, Saville: A Manuale of the Infusoria. London 1880—1882. p. 301—304, Taf. 15 Fig. 67—78.

*30) Kirchner, O.: Algen. in: Kryptogamenflora von Schlesien von Ferd. Cohn. 1878.

31) Klebs, G.: Die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. I. Bd. 1881—1885 p. 233—361, mit Taf. 2 u. 3.

32) Krassilstschik, J.: Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma Ehr. Zool. Anz. Jahrg. 5 1882 p. 426—429.

*33) Leeuwenhoeck, A.: Opera omnia Epistolæ physiologicae 1719. p. 284—285.

34) Maier, H. N.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903 p. 73—179, Taf. 3 u. 4.

35) Mereschkowsky, C.: Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16 1879 p. 153—284, 2 Taf.

36) Merton, H.: Über den Bau und die Fortpflanzungsweise von Pleodorina illinoisensis Kofoid. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 1908 p. 445—478, Tab. 27, 28, Textfig. 2.

*37) Müller, O. Fr.: Animalcula infusoria fluviatilia et marina. Havniae 1776, pl. 1 Fig. 12, 13.

38) Oltmanns, F.: Morphologie und Biologie der Algen. Jena (Fischer) 1904. I. Bd. p. 138—147.

39) Pascher, A.: Über Symbiose von Spaltpilzen und Flagellaten mit Blaualgen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 32 1914 Heft 5 p. 339—352, mit Taf. 7.

*40) Paulsen, A.: Om nogle mikroskopiske Planteorganismer etc. Videnskabelige Meddeleser f. Naturhist. Foren. i Kjöbenhavn 1879, 1880, p. 231—254.

*41) Perty, M.: Zur Kenntnis kleinster Lebensformen nach Bau, Funktion, Systematik, mit Spezialverzeichnis der in der Schweiz beobachteten. Bern 1852, p. 175, Taf. 12 Fig. 3—5.

42) Prowazek, S.: Kernteilung und Vermehrung der Polytoma. Österr. botan. Zeitschr. Nr. 2 1901 p. 51—70. Nachträgliche Bemerkungen zu dem Aufsatz ebenda Nr. 10 p. 400.

43) —: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903 p. 195—213, mit Taf. 5 u. 6.

44) Rabenhorst, L.: Flora Europaea Algarum aquae dulcis et submarinae. Leipzig 1865—1868.

45) Reichenow, E.: Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 33 1910.

*46) Rics, F.: Beiträge zur Fauna der Infusorien mit dem beigefügten Ehrenberg'schen System. Wien 1840.

*47) Sassi, M.: Einiges über Flagellaten. Mitteil. a. d. Naturwiss. Verein a. d. Universität Wien Jahrg. 5 1907.

*48) Schmarda, L. K.: Kleine Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Wien 1846. 2 Tafeln.

*49) Schneider, A.: Zur Naturgeschichte der Infusorien. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. usw. 1854 p. 191—207, Tafel 1.

*50) Spallanzani, L.: Opuscules physiologiques anim. et végét. tr. d. l'ital. p. J. Sonebier. 1776 p. 209, Pl. II Fig. 15 B. C. D.

51) Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig (III. Flagellaten) 1878. P. 110—111, Taf. 14 Fig. V 1—28.

52) Svedelius, N.: Über die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen bei Nitophyllum punctatum. Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch. 32. Jahrg. 1914 p. 48—57, mit Taf. I u. 1 Textfig.

*53) Tieghem, van: Scyainmae nigrescens, eine Volocineae ohne Chlorophyll. Bull. soc. bot. de France T. 27 1880 p. 200—204.

*54) Weisse, J. Fr.: Nachlese St. Petersburgischer Infusorien. Bull. physiol. mathém. de l'académie des sciences de St. Pétersbourg Vol. VI 1858—59 p. 106.

55) Wollenweber, W.: Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus. Ber. d. deutsch. Botan. Ges. Bd. 21 1908 p. 238—298, mit Taf. 12—16 u. 12 Textfig.

*56) Wriesberg, H. A: Observationum de Animalculis Infusoriis natura. Göttingen 1764 p. 24, Taf. I. 4.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind bei Zeiss Apochr. Imm. 2 mm n. A. 1,3 Comp. Oc. 12 u. 18 gezeichnet. Gefärbt: Heidenhain's Eisenhämatoxylin, einige mit Giemsa-Lösung. An den Abbildungen ist zumeist nur die Geißelbasis gezeichnet, die Plasmastruktur nur angedeutet, sowie auch Plasmaeinschlüsse (Stärke und Volutin).

Um eine Übersichtlichkeit und Einheit in den Benennungen zu erreichen, bezeichne ich alle Gebilde, welche Körnchenform haben, mit Plast, alle in Fadenform mit Nema, so ergeben sich folgende Bezeichnungen:

Basalkörperchen = Basoplast = Mastigoplast
Centriol = Centroplast
Präbasoplast
Telosoma = Teloplast
Centronema
Rhizonema = Rhizoplast
Lateronema
Mastigonema.

In den Figuren zeichne ich die Lage, die Stelle des Dargestellten so an, wie dies bei der Betrachtung der Landkarten üblich ist.

Tafel 12.

Fig. 1—33. Erste Teilung.

Fig. 1. Großes, ausgewachsenes Exemplar; Kern hängt mit den Basalkörperchen mit Rhizoplast (Rhizonema) zusammen, das Rhizonema bildet einen Fibrillenkegel. Kern mit Nucleolus und netzförmigem Chromatin. Am Kern chromatisches Korn. Kern oberhalb der Zellmitte.

Fig. 2. Mittelgroßes Exemplar (nach der ersten Teilung?); Nucleolus mit Stäbchenvorsatz. Anfangsstadium der Centrenbildung.

Fig. 3. Giemsa-Färbung. Im hellblauen, mucinösen Periplast dunkelblau gefärbte Bakterien. Kleines Exemplar aus der dritten Teilung.

Fig. 4. Mittelgroßes Exemplar. Kern bläschenförmig, Nucleolus seitlich, peripherisches Chromatinnetz ähnlich wie Eizellenkerne.

Fig. 5. Kleines Exemplar. Giemsa-Färbung. Plasma blau, Nucleolus dunkelviolett, im Kern peripherische Chromatinschollen, eines davon rot, andere tief violett. Kern oberhalb des Zellzentrums.

Fig. 6. Kleines Exemplar aus der dreifachen Teilung, mit Geißeln; an den Geißeln ist nur der gleichdicke Abschnitt dargestellt. Beide Basalkörperchen sichtbar, daneben kontraktile Vakuole. Basalkörperchen mit Lateronema, vom linken entspringt das Rhizonema, welches mit dem intranucleolaren Centriol in Verbindung steht, das Centriol ist mit Centronema mit dem Nucleolus verbunden. Am Rhizonema ist eine Verdickung. Kern oberhalb des Zellzentrums.

Fig. 7. Älteres Individuum. Von den zwei Basalkörperchen entspringt ein Fibrillenkegel. Im Kern Nucleolus, peripherisches Chromatin, welches mit dem Nucleolus mit radiären Stäbchen verbundene Kügelchen darstellt. Nur das proximale Ende einer Geißel ist angedeutet. Kern oberhalb des Zellzentrums.

Fig. 8. Mit „Flemming-stark" fixiert und Heidenhain gefärbt. Um den Kern stark gefärbte Schollen. Kleines Exemplar, Kern oberhalb des Zellzentrums.

Fig. 9. Kernstruktur wie an Fig. 4 mit Fibrillenkegel. Mittelgroß, Kern im Zellzentrum.

Fig. 10. Großes Exemplar. Vorbereitung zur Teilung. Kern in der Nähe der Basalkörperchen. Kernumrisse polygonal, der Nucleolus ist mit dem peripherischen Chromatin mittels radiären Stäbchen verbunden. Von den Geißeln nur die Basis angedeutet.

Fig. 11. Großes Exemplar. Beginnende Kernteilung. Kern in der Nähe der Basalkörperchen, beide Basalkörperchen sind deutlich wahrzunehmen. Nucleolus vorhanden. Im peripherischen Plasma dunkle Körperchen (Volutin?). Der Kern ist groß, Kernmembran nicht zu beobachten, das Chromatin bildet gekrümmte Schleifen.

Fig. 12. Wie Fig. 11, doch bildet das Chromatin Stäbchen.

Fig. 13. Wie Fig. 11. Äquatorialplatte in Polansicht, Nucleolus verschwunden. Chromosomen gekoppelt, Zahl der Chromosomenpaare 8, also im ganzen 16 Chromosomen.

Fig. 14. Kernteilung mit Centrodesmose (?).

Fig. 15. Äquatorialplatte in Spindelansicht mit Centrodesmose. Nur das eine Centriol ist sichtbar und ist zugleich das eine Basalkörperchen. Von beiden Geißeln ist nur der gleichdicke Teil dargestellt. Im ganzen konnte man nur 11 Chromosomen zählen.

Fig. 16. Spindel. Polwanderung der 4—4 Chromosomen. Beide Centriolen sichtbar, Centrodesmose mit „Wechsel“.

Fig. 17. Spindel wie Fig. 16. 4—4 bohnenförmige Chromosomen sehr deutlich, Centrodesmose mit Wechsel.

Fig. 18. Polwanderung je 8—8 stäbchenförmiger Chromosomen. Desmose nicht sichtbar, von Centren ist nur das „nördliche“ zu erblicken, welches zugleich das eine Basalkörperchen ist.

Fig. 19. Polwanderung der 4—4 Chromosomen. Ein Chromosom in Querteilung.

Fig. 20. Polplatten. 8 Chromosomen. Centren nicht sichtbar.

Fig. 21. Tochterplatten. Chromosomen nicht gut sichtbar. Von den Centren das „nördliche“ mit dem Basalkorn durch Desmose verbunden.

Fig. 22. Polplatten. Chromosomen nicht sichtbar. Centrodesmose vom „nördlichen“ zum „südlichen“ Centriol, in der Mitte mit Wechsel. Lininfäden deutlich.

Fig. 23. Identisch mit Fig. 22, zerquetscht, weshalb die Centrodesmose äußerst gut sichtbar ist. Das eine Centriol ist zugleich das eine Basalkorn.

Fig. 24. Wie Fig. 22 u. 23. Centrodesmose und Centren sehr deutlich. Lininfäden und Chromosomen in Verschmelzung.

Fig. 25. Polplatten. Die Centren hängen mit dem Chromatin mit Fäden zusammen. Das „nördliche“ Centriol ist mit den Basalkörperchen durch Desmose verbunden.

Fig. 26. Centrodesmose gerissen, Kernmembranbildung, beide Centren sind innerhalb der Membran. Desmose bleibt außerhalb der Kernmembran; später verschwindet sie.

Fig. 27. Kerne geteilt, Membran noch nicht vorhanden. Nucleolen hängen mittelst Desmose mit den Centren zusammen. Am „südlichen“ Kern hatte sich das Centriol geteilt, beide Teilhälften (Centriol und Präbasalkorn) sind mit Desmose verbunden.

Fig. 28. Plasmotomie vollendet. Der Nucleolus beider Kerne mit Desmose mit einem peripherischen Chromatinkorn (Centriol) verbunden.

Fig. 29. Wie Fig. 28. Centriol nicht sichtbar.

Fig. 30—33. Bildung der Geißel nach der ersten Teilung.

Fig. 30. Chromatin tritt durch die Kernmembran und steht mit dem Nucleolus durch Desmose verbunden.

Fig. 31. Bildung der Rhizonema durch Verlängerung der extranucleären Desmose zwischen Kern und Präbasalkörperchen.

Fig. 32. In der „nördlichen“ Zelle hat das Basalkorn den Periplast erreicht, ein ganz kurzer Geißelstummel ist schon zu bemerken. Die alte zugrunde gehende Geißel ist ganz im „Norden“ sichtlich.

Fig. 33. Rhizonema und Basalkorn in beiden Teilhälften gut sichtbar. Am Ende beider Geißeln ist das Endkorn (Telosom) zu bemerken. Geißeln noch kurz in ganzer Länge dargestellt.

Tafel 13.

Fig. 34—51. Teilung in vier Zellen. Fig. 52 u. 53. Teilung in acht Zellen. Fig. 54—67. Teilungsabweichungen.

Fig. 34. Nucleolus mit peripherischem Chromatin radiär verbunden.

Fig. 35. Chromatin in Spirem, das Centriol in beiden Zellen geteilt und mit Desmose verbunden.



Fig. 36. Kernmembran verschwunden, in beiden Kernen ist das Chromatin zusammengeballt und wird durch Desmose durchkreuzt. Desmose sehr dick.

Fig. 37. Chromatin zusammengeballt, im „südlichen" Kern ist Desmose gut sichtbar.

Fig. 38. Diese Figur schließt sich an Fig. 34 an, Nucleolus verschwunden, das Chromatin in Bildung von Chromosomen.

Fig. 39. Zusammengeballte Äquatorialplatten, im nördlichen Desmose, Spindel sehr deutlich, an der Stelle der Centren stark gefärbt.

Fig. 40. Äquatorialplatte beider Zellen nördlich mit bohnenförmigen Chromosomen. Centren nicht zu bemerken. Im südlichen sind 16 Chromosomen vorhanden.

Fig. 41. Äquatorplatte beider Zellen. In der nördlichen die Spindel von der Seite, die Spindelpole mit Desmose verbunden. Centren nicht zu beobachten. Zahl der Chromosomen 8.

Fig. 42—44. Dasselbe Zellenpaar in verschiedenen Ansichten. Äquatorialplatten.

Fig. 42. Südliche Zelle mit deutlichen Centren. Chromosomen bohnenförmig. Chromosomenzahl 16.

Fig. 43. Zu Fig. 42 um 90° gedreht. Centren in der nördlichen Zelle sichtbar.

Fig. 44. Zu Fig. 43 um 90° und zu Fig. 42 um 180° gedreht. Centren in der nördlichen Zelle sichtbar.

Fig. 45. Polwanderung der 4—4 bohnenförmigen Chromosomen. Die nördliche Zelle in Spindel-, die südliche in Polansicht. In der nördlichen sind die Centren und Spindelfasern sichtbar.

Fig. 46. Polplatten, die nördliche Zelle in Spindel-, die südliche in Polansicht, mit je 8 herzförmigen Chromosomen.

Fig. 47. Polplatten, die nördliche Zelle in Spindel-, die südliche in Polansicht, mit je 4 herzförmigen Chromosomen. In der Spindelansicht Desmose mit Wechsel, doch keine Centren.

Fig. 48. Polplatten, Chromosomen zusammengeballt. In beiden Zellen Desmose, doch keine Centren, beide in Spindelansicht. Im peripherischen Plasma Volutin (?).

Fig. 49. Zellen nach der Plasmotomie, die vier Zellenkerne der Mitte genähert.

Fig. 50. Vierzellenstadium mit vier bohnenförmigen Chromosomen.

Fig. 51. Vierzellenstadium. Längenwachstum der Zellen.

Fig. 52. Äquatorialplattenstadium bei Teilung in acht Zellen. In allen vier Zellen sind Centren; in einer (Südwest) ist auch eine Desmose (Centrum Nord) zu beobachten.

Fig. 53. Teilung in acht Zellen nach der Plasmotomie.

Fig. 54. Abnorme Teilung. Die Nucleolen wie in Rüssel ausgezogen und verbunden. In der Peripherie Volutin (?).

Fig. 55. Abnorme Teilung. Das Chromatin in Schollen verteilt, nördlich mit einem Centriol verbunden, welches mit den Basalkörperchen in Verbindung steht.

Fig. 56. Abnorme Teilung. Das Chromatin bildet ein mit Lininfäden verbundenes Netz. Der Kern ist ganz neben den stäbchenförmigen Basalkörperchen.

Fig. 57. Abnorme Teilung. Im eckigen Kern Chromatinnetz und Nucleolus. Das Chromatin steht mittels einer Fibrille mit dem Basalkörperchen in Verbindung.

Fig. 58. Eine nicht seltene abnorme Kernteilungsfigur. Das Chromatin in tetradähnlicher Anordnung. Eine Chromatinschleife ist mit beiden Basalkörperchen mittels Fibrillen verbunden.

Fig. 59. Abnormer Kern mit Nucleolus, mit welchem an Tetraden erinnernde Chromatinschleifen in Verbindung stehen. Der Kern ist von den Basalkörperchen weit entfernt und steht mit diesen in keinem Zusammenhang.

Fig. 60. Ein nicht einzig dastehender Fall mit abnormer Spindelbildung. Der Nucleolus ist vorhanden, sowie Chromatinschleifen, deren eines Ende mit den Basalkörperchen in Verbindung steht.

Fig. 61. Abnorme Kernspindel. Von den Basalkörperchen entspringen Lininfäden, an deren Mitte Stäbchen sowie V-förmige und abgerundete Chromatinteile zu beobachten sind.

Fig. 62. Abnorme Spindel und Äquatorialplatte mit einseitlicher Desmose.

Fig. 63. Abnorme Spindel. Das Chromatin im Äquator bildet eine Zickzacklinie, welche aus abgerundeten Schollen besteht.

Fig. 64. Abnorme Spindel mit Lininfasern, am Äquator Chromatinkügelchenhaufen.

Fig. 65. Abnorme Teilung. Polplatten mit abgerundeten Chromosomen (?); zwischen den Polplatten ist auch eine Desmose, sowie auch zwischen den Polen und Polplatten. In der Peripherie Volutin (?).

Fig. 66. Abnorme Teilung. Polplatten, welche aus vielen kugeligen Chromatinkörperchen bestehen; zwischen den Chromatinkügelchen Desmosen — besonders deutlich — in Nordwesten. Vgl. Dobell (13, 9 Fig.).

Fig. 67. Abnorme Teilung. Polplatten. Rosenbusch-Färbung. Desmose mit Wechsel deutlich, Centren nicht wahrnehmbar; zwischen den sich verballenden Chromosomen beider Platten Lininfäden.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Dahlem
und dem Institut „ROBERT KOCH“ in Berlin.)

Untersuchungen über die Cytologie von *Trypanosoma theileri.*

Von
M. Hartmann und **W. Nöller.**

(Hierzu Tafel 14 u. 15 und 6 Textfiguren.)

Vorbemerkung (von HARTMANN).

Die Cytologie der Trypanosomenzelle hat in der Geschichte der neueren Protistenkunde eine große Rolle gespielt. Bildeten doch die bekannten Angaben und Auffassungen SCHAUDINN's (1905) über Bau und Entwicklung der Trypanosomenzelle den Ausgangspunkt für den Ausbau der theoretischen Gesamtauffassung der Protistencytologie, von der ich 1910 auf dem internationalen Zoologenkongreß in Graz zuerst eine einheitliche Darstellung zu geben versucht hatte. Obwohl von SCHAUDINN'schen Anschauungen über die Doppelkernigkeit speziell der Trypanosomenzelle ursprünglich ausgegangen,

war nach der inzwischen bekannt gewordenen, sich fast auf alle Gruppen von Protisten beziehenden Erweiterung der Kenntnisse meine Gesamtauffassung doch zu wesentlich anderen Vorstellungen gelangt, und die Cytologie der Trypanosomenzelle, speziell die Frage nach der eventuellen Zweikernigkeit (Kernnatur des sog. Blepharoplasten) ist für die Begründung dieser Vorstellungen, wie hier im Gegensatz zu manchen neueren Autoren hervorgehoben sei, insofern heute belanglos, als eine Widerlegung der Kernnatur der Trypanosomenzelle nur für die spezielle Cytologie der Trypanosomen bedeutungsvoll wäre, die Gesamtauffassung aber unberührt bliebe. Somit ist es auch für die allgemeine Theorie zwar heute weniger wichtig, daß die Schaudinn'schen Angaben, die sich neben der Lebendbeobachtung nur auf nicht ganz einwandfreie Trockenpräparate stützten, bis heute keine allgemein anerkannte Bestätigung gefunden hatten (speziell die über die Entwicklung der einkernigen Formen zu Geißelstadien). Zwar hatte vor allem Rosenbusch (1909) auf Grund einwandsfrei fixierter und gefärbter Präparate, die Mitose von Hauptkern und Blepharoplast dargetan (und dadurch gerade die Schaudinn'sche Auffassung der Doppelkernigkeit revisionsbedürftig gemacht), sowie die ebenfalls theoretisch bedeutungsvolle Entstehung der neuen Geißel bei der Teilung vom Blepharoplast resp. Basalkorn aus durch Neubildung erwiesen. Diese Angaben Rosenbusch's waren jedoch in einer späteren Arbeit von Kühn und v. Schuckmann (1912) nicht bestätigt worden, vielmehr waren diese Autoren auf Grund vorwiegend negativer Ergebnisse bezüglich der Kernteilung und Geißelbildung zu wesentlich anderen Schlußfolgerungen gelangt. Obwohl meiner Meinung nach die Richtigkeit der cytologischen Angaben meines Schülers Rosenbusch über die Kernteilung und Geißelbildung der Trypanosomen nicht zu bezweifeln sind, so hat doch die auf Grund sehr sorgfältiger Methodik ausgeführte Arbeit von Kühn und v. Schuckmann soviel Eindruck gemacht, daß nicht nur die Ergebnisse von Rosenbusch, sondern (speziell von Doflein 1916) auch die Angaben anderer cytologischer Arbeiten aus meinem Institut in Zweifel gezogen wurden. Daher habe ich mit Freuden die Gelegenheit ergriffen, die Cytologie der Trypanosomenzelle nochmals selbst genauer mitzuuntersuchen, als es meinem Mitarbeiter Herrn Dr. Nöller (1916) gelang, das große, für cytologische Untersuchungen günstige *Trypanosoma theileri* nach einem neuen Kulturverfahren auf Platten zu züchten, das für die Herstellung cytologischer Präparate die größten Vorteile bot.

Die Ergebnisse, die wir in der vorliegenden Arbeit niederlegen,

haben zwar nichts wesentlich Neues gegenüber den Untersuchungen Rosenbusch's ergeben, ja über die Frage der Natur des Blepharoplasten konnte bei der Kleinheit dieses Organells bei der untersuchten Form keine Entscheidung getroffen werden. Doch ließ sich die Neubildung der Geißel und vor allem die Mitose des Kernes in lückenlosen Serien bei verschiedener Färbung in einer Klarheit und Vollständigkeit aufzeigen, daß wenigstens diese Fragen dadurch wohl endgültig im Sinne von Schaudinn und Rosenbusch entschieden werden können, und so eine eingehende Veröffentlichung gerechtfertigt erscheint.

Material und Untersuchungsmethoden.

Als Material zur folgenden Untersuchung dienten ausschließlich Kulturformen von dem harmlosen einheimischen Rindertrypanosoma, dem *Trypanosoma theileri*, das Nöller (1916/17) nach seinem neuen Plattenverfahren aus dem Überträger, der Tabanide *Tabanus glaucopis*, gezüchtet hatte. Die Kulturformen von *Trypanosoma theileri* eignen sich zu cytologischen Untersuchungen in hervorragendem Maße. Alle Organellen sind verhältnismäßig groß; ferner findet man in den künstlichen Kulturen außerordentlich reichlich Teilungsstadien. Das Studium wird nun sehr erleichtert durch das Plattenkulturverfahren von Nöller. Unsere Form bildet hier, wie Nöller beschrieben hat, Kolonien, die aussehen wie etwa die Fraßgänge von Borkenkäfern. An den Enden der stumpfen „Äste“ (s. Textfig. A) finden stets reichlich Teilungen statt, oft ein Dutzend im Gesichtsfeld. Zur Herstellung von Präparaten wurden einfach Deckgläser auf

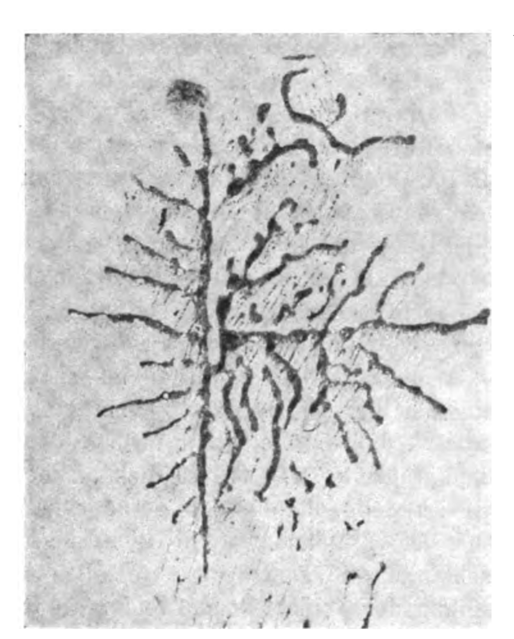


Fig. A. Klatschpräparat von einer Kultur von *Trypanosoma theileri*. Vergr. 5 ×.

die Kolonien aufgelegt, leicht angedrückt und sofort in Flemming'scher Flüssigkeit oder Sublimatalkohol nach Schaudinn fixiert. Um recht einwandfreie, normale Formen zu erhalten, wurden die Präparate vorwiegend von 2—3 tägigen frischen Plattenkulturen angelegt. Bei älteren Kulturformen sind die cytologischen Verhältnisse durch das Überhandnehmen von Granulationen und Degenerationsformen nicht mehr so klar.

Die (selbstverständlich nur feucht weiterbehandelten) Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain zum Teil mit alkoholischer Eisenalaunbeize, Safranin-Lichtgrün und Giemsa feucht gefärbt. Schon die Eisenhämatoxylinpräparate ergaben, daß hier bei der Kernteilung scharf zugespitzte, verhältnismäßig große Spindeln sich finden. Doch hielten dieselben den Farbstoff sehr fest und ließen sich schwer differenzieren. Die Differenzierung war bedeutend leichter bei der Safranin-Lichtgrünfärbung, auf deren große Vorteile für das Studium der Protistenkerne Jollos (1917) hingewiesen hatte. Dieselbe ergab eine schöne Kontrastfärbung zwischen Spindelsubstanz (grün) und Chromosomensubstanz (rot). Mit ihrer Hilfe konnten alle Stadien der Mitose leicht aufgefunden werden. Dagegen erwies sich die so viel gerühmte Feucht-Giemsa-Färbung (Kühn und v. Schuckmann) als die schwierigste und am wenigsten zuverlässigste unter den drei Methoden. Nicht nur gelingt eine Differenzierung von Chromosomen und Spindel noch schwerer und seltener als bei Eisenhämatoxylin, sondern es wird sogar die klare, scharfe Zuspitzung der Teilungsfigur (Spindel) in der Regel ganz verwischt, offenbar durch Farbstoffniederschläge speziell an den Polen derselben. Besonders auffallend tritt dieser Mangel der Giemsa-Färbung bei den Blepharoplasten zutage. Selbst wenn man so weit differenziert, daß die Zelle nur noch schwach gefärbt ist, erscheinen die Blepharoplaste 2—3 mal so dick als bei den anderen Färbungen, und dabei kugelig, offenbar infolge äußerlichen Festhaltens der Farbe, während bei Eisenhämatoxylin- und Lichtgrünfärbungen ihre richtige, schlanke, stäbchenförmige Gestalt stets zutage tritt. Für die Darstellung der Geißeln kommt leider die Safranin-Lichtgrünfärbung nicht in Betracht, da hier nur Kern und Blepharoplast sich gut färben, Basalkorn und Geißel aber meist völlig ungefärbt bleiben. Hier leistet die Eisenhämatoxylinfärbung die besten Dienste und auch die Giemsa-Färbung gibt ziemlich naturgetreue Bilder, nur daß die Geißeln meist etwas zu dick erscheinen.

Bau und Teilung der Zelle.

Die Kulturformen von *Trypanosoma theileri* sind zwar schon von Behn (1911) u. a. beschrieben, da jedoch bisher unseres Wissens noch keine Abbildungen nach cytologisch einwandfrei fixierten und gefärbten Präparaten in der Literatur vorhanden sind, sei hier eine typische Form in Fig. 1 abgebildet und kurz beschrieben. Wie die Figur zeigt, handelt es sich um ein verhältnismäßig großes Flagellat vom Typus der Crithidien, also mit vor dem Kern liegenden Blepharoplasten und kurzer undulierender Membran, die in eine lange freie Geißel endet. Die Gestalt der Zelle ist gegen das Hinterende allmählich verjüngt. In der Mitte liegt der bläschenförmige Kern mit großem Caryosom, von dem unten genauer die Rede sein soll. Vor dem Kern, der Zellperipherie genähert, befindet sich der hier quergestellte stäbchen- resp. leicht hantelförmige Blepharoplast meist von einer deutlichen hellen Zone umgeben. Wie oben schon hervorgehoben, kommt die natürliche Form desselben nur auf Safranin-Lichtgrün- und Eisenhämatoxylinpräparaten zur Darstellung, während er bei Feucht-Giemsa-Färbungen meist 1—2 mal so dick und ganz kugelig erscheint (Fig. 53—58), offenbar durch äußeres Festhalten des Farbstoffes. Vor dem Blepharoplast, durch die helle Zone getrennt, liegt ein Basalkorn, von dem die Geißel ausgeht. Letztere ist, wie schon anderweitig beschrieben, durch eine deutliche knopfförmige Verdickung am Ende ausgezeichnet.

Bei der Teilung rundet sich die Zelle zunächst ab. Das langgestreckte Hinterende wird vollkommen eingezogen und abgekugelt, und auch das Vorderende zieht sich zurück, bleibt jedoch, da die Geißel während der Teilung erhalten bleibt, leicht zugespitzt, so daß vielfach birnförmige Figuren entstehen (Fig. 1 u. 2). Die Kernteilungsspindel stellt sich in dieser birnförmigen Teilungsform nicht in bestimmter Richtung zur ursprünglichen Längsachse des Tieres ein, vielmehr trifft man sie in sehr verschiedenartiger, offenbar vom Zufall abhängiger, meist schief gestellter Lage, wie ein Blick auf die Fig. 4—14 und 32—36 zeigt. Wenn die zweite Geißel, in der noch unten genauer zu besprechenden Weise, neu entstanden ist, löst sie sich von der alten Plasmazuspitzung los, rückt auf die entgegengesetzte Seite und veranlaßt das Plasma zu einer neuen zweiten Zuspitzung (Fig. 15, 17—24). Erst jetzt tritt eine deutliche Beziehung zwischen Kernteilungsachse und den Achsen der künftigen Tochtertiere zutage. Die beiden Zuspitzungen der Zelle, von welchen die Geißeln ausgehen, sind nun durch eine mehr oder minder scharfe Einbuch-

tung voneinander getrennt, die deutlich senkrecht zur Kernteilungsachse steht (Fig. 18—24, 41—50). Mit dem Fortschreiten der Kernteilung und dem Verlängern der Teilungsspindel streckt sich die ganze Zelle immer mehr in die Quere. Die Zelle wird nun auch an den den Geißelpolen abgewandten Seiten immer mehr eingebuchtet und schnürt sich allmählich während der Telophase der Kernteilung völlig durch, so daß zwei junge Tochterzellen entstehen, die nun rasch die typische Längsstreckung wieder annehmen.

Während der eben geschilderte Zellteilungsvorgang besonders in frischen Kulturen der normale ist, treten nicht so selten, vor allem aber reichlich in älteren Kulturen, auch Vielfachteilungen auf. Hier unterbleibt zunächst die Einschnürung der Zelle während der letzten Kernteilungsstadien und die neuen Tochterkerne treten sofort wieder in Teilung, so daß Zellen mit 4 und noch mehr Kernen entstehen (Fig. 51, 52), die schließlich in der von anderen Trypanosomen z. B. *Trypanosoma lewisi* her bekannten Weise durch Zerfallsteilung aufgeteilt werden.

Kern- nnd Kernteilung.

Die Kernteilung von Trypanosomen wurde zuerst von Moore und Breinl (1907) mit einwandfreien cytologischen Methoden (bes. einer von ihnen ausgebauten Modifikation der Eisenhämatoxylinfärbung) untersucht und als Amitose mit hantelförmiger Durchschnürung des Caryosoms beschrieben. Rosenbusch (1908, 1909), der die Methoden der englischen Forscher vereinfachte, fand dagegen bald darauf bei dem sehr günstige cytologische Verhältnisse bietenden *Trypanosoma (Haemoproteus) noctuae* scharf zugespitzte deutliche Caryosomspindeln, die zunächst nur einheitlich gefärbt, oder achromatisch erschienen, also keine Differenzierung aufwiesen. Bei weiteren Untersuchungen gelang es ihm dann aber auch eine Anzahl deutlicher Mitosestadien, speziell Metaphasen mit Äquatorialplatten und Centren, aufzufinden und derselbe Fund glückte ihm auch bei den cytologisch viel ungünstigeren *Trypanosoma lewisi* und *brucei*, bei denen offenbar wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit die Spindeln viel schwerer zu differenzieren und zu finden sind. In Textfig. B sind einige der Abbildungen von Rosenbusch wiedergegeben. Seine Befunde wurden später von Hindle (1909) für *Trypanosoma dimorphon*, Chagas (1910) für *Schizotrypanum cruzi* und Alexeieff (1912) für *Trypanosoma lewisi* bestätigt (s. Textfig. C und E (S. 368). Dagegen fanden Kühn und v. Schuckmann (1912), denen wir die eingehendste und sorgfältigste Arbeit über die Cytologie der Trypanosomen seit Rosen-

busch verdanken, abgesehen von einem höchst zweifelhaften Mitosebild, nichts von den von Rosenbusch beschriebenen Caryosommitosen bei *Trypanosoma brucei.* Sie konnten zwar einen schon von Hindle gesehenen sog. Randkörper im Außenkern und sein Verhalten bei der Kernteilung genauer feststellen und verfolgen, doch ist nach ihnen die Kernteilung eine amitotische (im allgemeinen Sinn), eine Verteilung der Substanz des Außenkerns ohne Herausbildung von



Fig. B. Fig. C.

Fig. B. a, b u. c) Mitosen von *Trypanosoma* (*Haemoproteus*) *noctuae* Schaud.
a) Caryosomspindel undifferenziert, b) 2 Metaphasen in einer Zelle, c) Anaphase.
d—f) Mitosen von *Trypanosoma lewisi*, d) Anaphase einer Blutform, e) undifferenzierte Mitose, f) gut differenzierte Anaphase von Kulturformen.
g u. h) Mitosen (Metaphasen) von *Trypanosoma brucei*, in h) eine differenziert und eine undifferenziert.
Nach Rosenbusch 1909, Vergr. Obj. Apochr. 2 mm, Oc. 18, ca. 2600.

Fig. C. a) *Trypanosoma dimorphon*, Anaphase. Nach E. Hindle 1909.
Apochr. 2 mm. Oc. 18. Vergr. ca. 3000.
b) *Schizotrypanum cruzi*, Anaphase. Nach C. Chagas 1909.

Chromosomen, eine hantelförmige Durchschnürung des Binnenkörpers und des Randkörpers“ (s. Textfig. D S 369). Das Außenkernmaterial wird von ihnen hierbei mit der Chromosomensubstanz anderer Protisten homologisiert. Kürzlich hat jedoch Kuczynski (1917) für dieses Trypanosom, das für cytologische Verhältnisse fraglos mit die ungünstigste

Form darstellt, die Befunde von Rosenbusch bestätigt und einzelne Mitosebilder wiedergegeben. Von keinem einzigen *Trypanosoma* ist bisher eine lückenlose Serie, besonders auch der Pro- und Telophasen der Mitose zur Veröffentlichung gelangt, vielmehr sind nur vereinzelte Stadien aufgefunden und beschrieben, und die Angaben Rosenbusch's sind bis jetzt immer noch weitaus die vollständigsten. Ehe wir zur Schilderung unserer eigenen Befunde bei *Trypanosoma theileri* übergehen, sei kurz eine Beschreibung des Ruhekerns vorausgeschickt.

Der Kern von *Trypanosoma theileri* ist gegenüber dem anderer Trypanosomen durch ein verhältnismäßig großes Caryosom ausgezeichnet, welches fast das gesamte färbbare Material enthält, wie Heidenhain- und Safranin-Lichtgrünpräparate übereinstimmend zeigen (Fig. 1, 2 u. 31). Gegen das Protoplasma ist das Kernbläschen durch eine dünne undeutliche Membran abgegrenzt. Zwischen letzterer und dem Binnenkörper findet sich eine schmale Kernsaftzone, die oft völlig strukturlos ist, oder bei Hämatoxylinfärbungen einen dünnen chromatischen Substanzbelag an der Kernmembran aufweist, der bei Safranin-Lichtgrün grün erscheint. Bei Safranin-Lichtgrün- wie Heidenhain-Färbung zeigt sich der Binnenkörper im Innern weniger gefärbt, besonders vor der Teilung, wo er auffallend groß wird, ist diese Auflockerung im Innern deutlich zu erkennen. Man hat den Eindruck, als ob eine dichtere Substanz hauptsächlich in der peripherischen Zone einer homogenen Grundsubstanz eingelagert wäre. Die äußere Randsubstanz erweist sich dann deutlich ihrerseits aus einzelnen Körnern oder Tropfen von dunkler färbbarer kompakterer Substanz bestehend (Fig, 1, 2. 31, 32).

Ganz anders stellt sich der Kernbau in den Giemsa-Präparaten dar, die nach den Angaben von Kühn und v. Schuckmann in sorgfältiger Weise verschieden differenziert wurden. Hier erscheint das Caryosom stets als rein homogene Kugel von blauer Färbung, die Kernsaftzone dagegen bedeutend vergrößert [1]) und bei typischer Färbung ganz mit rot färbbarer Substanz erfüllt (Fig. 53, 54). Der Befund stimmt somit ganz mit dem überein, den Kühn und v. Schuckmann für *Trypanosoma brucei* und *lewisi* beschrieben haben. Diese Forscher haben nun diese nach Giemsa rotfärbbare Substanz des Außenkerns als Chromatin angesprochen und sie mit der Chromosomensubstanz (gleich generative Kernkomponente) homologisiert. Diese Homologisierung ist jedoch, wie sich besonders aus der wei-

[1]) Bei Vergleich unserer Fig. 53 mit Fig. 1 ist zu berücksichtigen, daß das in Fig. 53 abgebildete Flagellat bedeutend kleiner ist als das der Fig. 1.



teren Schilderung der Mitose bei *Trypanosoma theileri* mit Sicherheit ergeben wird, falsch. Schon der Vergleich mit den HEIDENHAIN- und vor allem mit den vorzüglichen Safranin-Lichtgrünpräparaten ergibt vielmehr, daß dies rotgefärbte Material des Außenkerns überhaupt kein Chromatin ist, sondern nur Farbstoffniederschläge der GIEMSA-Lösung, die nicht nur innerhalb der Kernmembran in der Kernsaftzone, sondern offenbar auch noch um die Kernmembran herum zur Ausfällung gelangen, wodurch der Kern bedeutend vergrößert erscheint. Auch die Abbildungen von KÜHN und v. SCHUCKMANN selbst zeigen diese Vergrößerung des Außenkernes sehr deutlich, wie ein Vergleich ihrer kräftig gefärbten GIEMSA-Bilder mit ihren Abbildungen nach Methylgrün-Fuchsin und HEIDENHAIN-Präparaten beweist (man vergleiche z. B. ihre Figuren 3 u. 5, 12—13 und 11—14 und andere mehr). Noch zwingender ergibt sich dieser Schluß aus der nun folgenden Beschreibung der Kernteilung, die zunächst nach den Safranin-Lichtgrünpräparaten gegeben werden soll.

Wie schon oben mitgeteilt, vergrößert sich zu Beginn der Kernteilung das Caryosom, und die rot färbbare Substanz verdichtet sich zu einzelnen Körnern oder Tropfen an der Peripherie desselben. Der früher kugelige Umriß wird unregelmäßig und weist an zwei gegenüberliegenden Polen je eine leichte Vorwölbung oder Zuspitzung auf, die aus der homogenen Grundsubstanz bestehen (s. Fig. 34—36). Während dieses Vorgangs nimmt die früher rot erschienene Grundsubstanz immer mehr einen grünen Farbton an. Sie wird, wie der weitere Verlauf deutlich zeigt, zur grüngefärbten Spindelfigur. Die ausgebildete Spindel ist verhältnismäßig schlank und weist sehr scharf zugespitzte Spindelpole auf. In der Spindel ist die Chromosomensubstanz zunächst noch unregelmäßig in Form von einzelnen Körnern verteilt. Letztere lassen sich in der Regel nicht scharf differenzieren, sondern es bleibt meist auch die dazwischenliegende Spindelsubstanz leicht rot gefärbt (Fig. 37—40). Bei Fig. 37 ist auf einem ziemlich frühen Stadium der Spindelbildung die Chromosomensubstanz deutlich in zwei Platten angeordnet, doch handelt es sich hier keinesfalls schon um Tochterplatten, da dieselben erst bei ganz langgestreckten Spindeln auftreten, sondern wohl nur um eine zufällige Anordnung. Bei voller Ausbildung der Spindel in der Metaphase erreicht dieselbe einen größeren Durchmesser als das ursprüngliche Kernbläschen, das sich gleichfalls mit dem Außenkern in die Länge gestreckt und ellipsoide Gestalt angenommen hat. Während vielfach die Spindelpole nicht die Kernmembran berühren (Fig. 37—39) und das ganze Kernbläschen nur einen ovalen Umriß

aufweist, treten in der Metaphase die spitzen Spindelpole oft bis an die Kernmembran heran und prägen dadurch auch dem Kernbläschen eine spindelförmige Gestalt auf (Fig. 41).

In diesem Stadium kommt es nun zur Bildung einer deutlichen Äquatorialplatte, die, wie die Abbildungen zeigen, aus einzelnen chromosomenartigen Körnern zusammengesetzt ist. Da die Differenzierung der Chromosomen bei diesem Objekt selbst mit Safranin-Lichtgrün kaum scharf gelingt, so konnte eine bestimmte Zahl der Chromosomen auch nicht annähernd festgestellt werden. Das Stadium der Äquatorialplatte scheint bei unserer Form äußerst schnell zu verlaufen. Es konnte nämlich in unseren Präparaten verhältnismäßig selten aufgefunden werden, während die Prophasen und Anaphasen außerordentlich häufig angetroffen werden. Unsere Form scheint sich in dieser Beziehung gerade umgekehrt zu verhalten, wie das von Rosenbusch hauptsächlich untersuchte *Trypanosoma (Haemoproteus) noctuae*, da bei ihm gerade die Metaphasen am häufigsten angetroffen werden.

Nun teilt sich die Äquatorialplatte in zwei Tochterplatten (Fig. 42, 43), die an die gegenüberliegenden Pole wandern. Während dieser Anaphase streckt sich das Kernbläschen gleichfalls beträchtlich in die Länge. In den späten Anaphasen ordnet sich die Chromosomensubstanz wieder unregelmäßig an und auch die Spindelteile zwischen den Chromosomenkörnern halten wieder mehr den roten Farbstoff fest. Öfter ist auch die ganze mittlere Spindelsubstanz leicht rot gefärbt. Im weiteren Verlauf der Kernteilung streckt sich die Spindel immer mehr in die Länge und schnürt sich allmählich in der Mitte durch. Gleichzeitig verdichtet sich die Chromosomensubstanz zu einer mehr oder minder einheitlichen Masse, und die oft noch am längsten sichtbaren leichtgrünen Spindelspitzen werden eingezogen (Fig. 48, 49). Schließlich reißt auch der dünne, hantelförmig ausgezogene Mittelteil der Spindel, der in der Regel noch rein grün erscheint, durch und wird eingezogen oder eingeschmolzen, und wir haben dann zwei typische Ruhekerne in der Zelle vor uns.

Über das Verhalten des Außenkerns und der Kernmembran während der Ana- und Telophasen der Kernteilung sind nur noch wenige Worte nachzuholen. Wie die Abbildungen Fig. 45, 48—50 zeigen, scheint das ganze Kernbläschen einfach erhalten zu bleiben und mitverteilt zu werden. Zwar könnten die Abbildungen 44 und 46 den Eindruck erwecken, als ob hier Außenkern und Kernmembran aufgelöst wären, doch handelt es sich wahrscheinlich nur um

eine ungenügende Färbung dieser Elemente, da meistens, auch auf den späteren Stadien stets deutlich Kernmembran und Außenkern erhalten waren. Damit stehen auch die Angaben von Rosenbusch und von Kühn und v. Schuckmann ganz im Einklang.

Ehe wir zur Schilderung der Ergebnisse bei Heidenhain-Färbungen und Feucht-Giemsa-Färbungen übergehen, seien die Befunde der Safranin-Lichtgrünfärbungen kurz zusammengefaßt. Nach der oben beschriebenen lückenlosen Kernteilungsserie, besonders auch den bei Rosenbusch und anderen fehlenden Prophasen und Ana- und Telophasen, kann wohl kein Zweifel bestehen, daß es sich hier ganz wie nach den Angaben Rosenbusch's bei seinen Formen, um eine typische Mitose oder Promitose handelt, bei der beide Komponenten, die Spindelfigur wie die Chromosomenplatte, aus dem Material des Caryosoms entstammen, während der ganze Außenkern völlig unbeteiligt ist.

Wie schon oben betont, ist die Differenzierung der chromatischen Substanz bei der Kernteilungsspindel von *Trypanosoma theileri* bei Eisenhämatoxylinpräparaten bedeutend schwerer als bei Safranin-Lichtgrünpräparaten. Das langgestreckte Caryosom weist zwar auch bei dieser Färbung deutlich eine spindelförmige Gestalt mit scharf zugespitzten Polen auf, doch erscheint bei der Differenzierung die Spindel entweder gleichmäßig dunkelschwarz, oder vollkommen achromatisch oder, und das ist der häufigste Fall, sie ist, wie in Prophasen bei Safranin-Lichtgrünfärbung, von unregelmäßig verteilten Körnern erfüllt, zwischen denen ebenfalls noch reichlich Farbstoff festgehalten wird. Da solche körnige Spindeln bei Eisenhämatoxylinfärbungen auf Stadien angetroffen werden, die nach der Gestalt und Länge der Spindel unbedingt dem Stadium der Meta- oder Anaphase angehören müssen, so können diese Körner wohl keinesfalls alle Chromosomensubstanz darstellen und sind wohl teilweise Kunstprodukte der Färbung. Die Erklärung für diese Bilder scheint uns darin zu liegen, daß die Dichtigkeit von Spindelsubstanz und Chromosomensubstanz wohl von ähnlicher Beschaffenheit ist, wodurch bei der Differenzierung der Farbstoff teilweise auch von der Spindelsubstanz in unregelmäßigen Tropfen zurückgehalten wird. Schon bei der Safranin-Lichtgrünfärbung, die bei anderen Objekten z. B. bei Amöben nach Jollos (1917) und *Chlorogonium* nach Hartmann (1917) die Chromosomensubstanz so schön und leicht differenzieren läßt, hat sich ja bei diesem Objekt verhältnismäßig schwer die Chromosomensubstanz differenzieren lassen und die Spindelsubstanz

die Neigung gezeigt, den roten Farbstoff festzuhalten, was ebenfalls zugunsten der obigen Erklärung spricht.

Trotz dieser Schwierigkeit gelingt es auch bei Eisenhämatoxylinfärbungen öfters, gut differenzierte Mitosestadien aufzufinden, die dann mit den oben beschriebenen Safranin-Lichtgrünbildern vollkommen übereinstimmen. So zeigen Fig. 25, 28 und 29 verschiedene Prophasenstadien, die Fig. 16 und 26 zwei Metaphasen und Fig. 17 und 19 zwei späte Anaphasen.

In dem Prophasenstadium Fig. 25, sowie in den Metaphasen und Anaphasen Fig. 16—19 und 26 sieht man nun an den achromatischen Spindelpolen deutlich schwarze Körner, die eventuell als Centriole angesprochen werden können. Auch auf Safranin-Lichtgrünpräparaten, die, wie unsere Erfahrungen bei anderen Flagellaten ergeben haben, für die Darstellung von Centren nicht gerade günstig sind, wurden öfters grüne körnchenartige Verdichtungen an den Spindelpolen beobachtet. Auch auf der nach einem Giemsa-Präparat hergestellten Fig. 58 sind (hier rot gefärbte) centriolartige Körner an den Polen vorhanden. In Anbetracht der scharfen Zuspitzung der Spindelpole liegt es somit nahe, diese für Centriole zu halten. Da wir jedoch das Verhalten der Centren bei diesem Objekt nicht lückenlos verfolgen konnten, so wollen wir diese Frage offen lassen. Die scharfe Zuspitzung der Spindeln, die übereinstimmend bei allen Safranin-Lichtgrün- wie Eisenhämatoxylinpräparaten zutage trat, spricht ja an sich schon zur Genüge für das Vorhandensein und die Individualität einer besonderen Teilungskomponente des Kernes.

Schließlich seien noch ganz kurz die Befunde der Giemsa-Präparate mitgeteilt. In den nach gewöhnlicher Annahme gut differenzierten Giemsa-Präparaten findet man in der Regel nichts von den so scharf ausgeprägten Spindeln, die wir oben beschrieben haben, vielmehr dokumentiert sich die Kernteilung ganz so, wie sie Kühn und v. Schuckmann für ihre Formen angegeben haben, nämlich als eine amitotische Teilung unter hantelförmiger Durchschnürung des Binnenkörpers. Letzterer ist dabei homogen blau, der stark vergrößerte Außenkern leuchtend rot gefärbt (Fig. 55, 56). Einen sog. Randkörper, wie ihn Kühn und v. Schuckmann bei *Trypanosoma brucei* nachgewiesen haben, konnte bei unserer Form nicht aufgefunden werden.[1] Wir haben nun schon oben gezeigt, daß der große rotgefärbte Außen-

[1] Diese Befunde von Kühn und v. Schuckmann bezüglich der sog. Randkörper bei *Trypanosoma brucei* hat Kuczynski (1917) in unserem Institut bestätigt.



kern der GIEMSA-Färbung ein Kunstprodukt ist, und die eingehende Schilderung der Mitose, bei der die Chromosomen in unzweifelhafter Weise aus dem Caryosom hervorgehen, erweist nun völlig klar, daß dieses rote Außenkernmaterial durchaus nicht mit der Chromosomensubstanz homologisiert werden kann, wie das KÜHN und v. SCHUCKMANN getan haben. Es läßt sich nun zeigen, daß auch die scheinbar hantelförmige Teilungsfigur des Caryosoms ein durch die GIEMSA-Färbung bedingtes Kunstprodukt darstellt. Hier hat sich die blaue Komponente des GIEMSA-Farbstoffes nicht nur im Caryosom selbst, sondern auch um dasselbe herum, besonders an den Polen, so dicht aufgelagert, daß jede feinere Struktur zugedeckt und die Caryosompole abgerundet erscheinen. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es uns aber unter Dutzenden von Präparaten einige so zu differenzieren, daß dieselben Kernteilungsbilder zur Anschauung gelangten wie bei den Safranin-Lichtgrün und den Eisenhämatoxylinfärbungen. Wir begnügen uns in Fig. 57 eine Prophase und in Fig. 58 eine Anaphase wiederzugeben. Die meisten zu Gesicht kommenden Mitosen waren unregelmäßig gefärbt, zeigten aber so wie die Eisenhämatoxylinpräparate deutliche Spindeln. Der Vergleich dieser Bilder mit den Fig. 55 und 56 erweist klar, daß bei letzteren die Strukturen am Caryosom durch die Farbe einfach zugedeckt sind, was übrigens schon aus dem Vergleich mit den Safranin-Lichtgrün- und Eisenhämatoxylinpräparaten erschlossen werden konnte.

Nach diesen Erfahrungen, sowie in Anbetracht der oben erwähnten schweren Differenzierbarkeit der Mitosestadien bei Eisenhämatoxylinfärbungen dürfen wir aber wohl annehmen, daß auch bei den von KÜHN und v. SCHUCKMANN gegebenen Abbildungen der Kernteilungen von *Trypanosoma brucei* und *lewisi* in den langgestreckten oder hantelförmigen Caryosomen die feineren Strukturen einfach durch den Farbstoff zugedeckt sind und nicht differenziert werden konnten, zumal ROSENBUSCH, ALEXEIEFF und KUCZYNSKI einzelne Mitosestadien auch bei diesen Formen nachweisen konnten. Hier sei besonders auf die Befunde bei *Trypanosoma lewisi* von ALEXEIEFF hingewiesen, der gewiß nicht als Anhänger unserer Schule gelten kann (Textfig. E a—c). Bei dem noch ungünstigeren *Trypanosoma brucei* hat aber auch dieser letztere Forscher nur Amitosen (er nennt sie völlig überflüssigerweise Cryptohaplomitose) beschrieben und abgebildet (Textfig. E d). Zum Unterschied zu den Abbildungen von KÜHN und v. SCHUCKMANN (s. Textfig. D) bildet ALEXEIEFF die langgestreckten Caryosome an den Polen

deutlich zugespitzt, ja direkt spindelförmig ab (s. Textfig. E d),[1] ein Grund mehr für die Annahme, daß hier nicht differenzierte Caryosommitosen vorliegen. Auch Robertson (1912) hat für das große Fischtrypanosom sehr deutliche einheitlich gefärbte Caryosomspindeln abgebildet, die ganz einzelnen unserer Eisenhämatoxylinbildern entsprechen (vgl. Textfig. F mit unseren Fig. 5, 6, 11 usw.).

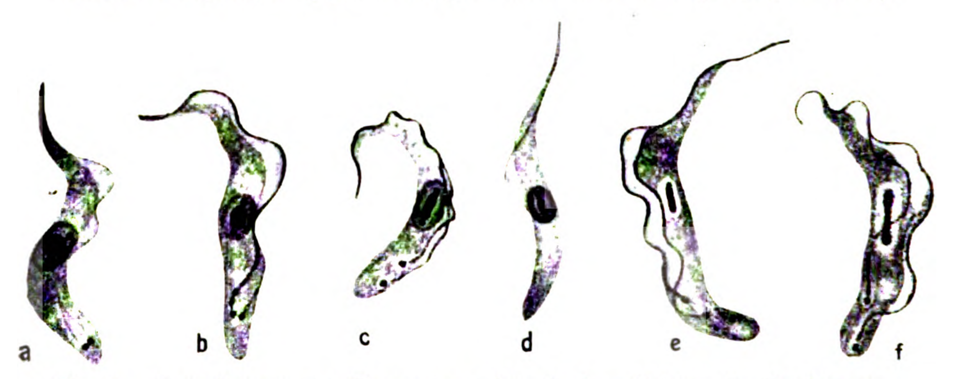


Fig. D. Kernteilungen von *Trypanosoma brucei*. b—c Teilung des Randkörpers, d u. e undifferenzierte Meta- oder Anaphasen, f undifferenzierte späte Anaphase oder Telophase. Nach Kühn und v. Schuckmann 1912. Apochr. 1,5 mm, Oc. 12. Vergr. ca. 2400.



Fig. E. Kernteilungen von *Trypanosoma lewisi* (a—c) und *Trypanosoma brucei* (d). Nach Alexeieff 1912.

In diesem Zusammenhang sei auch auf die ähnlichen widersprechenden Angaben verschiedener Autoren bei der Euglenoidee *Scytomonas pusilla* Stein verwiesen, die auch nur auf die schwere Differenzierbarkeit

[1]) Leider gibt Alexeieff nicht an, wie seine Präparate gefärbt waren, vermutlich handelt es sich um Eisenhämatoxylinfärbungen.

der Caryosomspindeln zurückzuführen waren. Bei diesem Flagellat hatten nämlich DOBELL (1908) und ALEXEIEFF (1911) hantelförmige Durchschnürungen des zwar spindelförmig zugespitzten aber einheitlich gefärbten Caryosoms angegeben, während BERLINER (1909) und vor allem neuerdings SCHÜSSLER (1917) an gut differenzierten Präparaten, sowie durch Doppelfärbungen überzeugend die verschiedensten Stadien von Mitosen des Caryosoms dartun konnten. Hält man alle diese Erfahrungen und Befunde zusammen, so kann wohl als sicher angenommen werden, daß auch bei *Trypanosoma brucei* und anderen Formen echte mitotische oder promitotische Kernteilungen vorkommen, die sich ganz am Caryosom abspielen.

Somit ist auch für diesen Fall (es ist der 2. und letzte, bezüglich des 1. Falles siehe SCHÜSSLER (1917)), bei dem nach DOFLEIN (1916a) „die HARTMANN'sche Schule durch Anwendung der Schnellmethoden, z. B. nach ROSENBUSCH, manche trügerische Deutung der Objekte von vornherein verschuldet hat“, die volle Richtigkeit der von ROSENBUSCH mit diesen „grob angefertigten Präparaten“ erzielten Kernteilungsbilder erwiesen, und gerade umgekehrt die von DOFLEIN so sehr gerühmte Feucht-GIEMSA-Färbung hatte bei KÜHN und v. SCHUCKMANN eine trügerische Deutung verschuldet.

Unsere Befunde an *Trypanosoma theileri* haben dabei, besonders auf Grund der Safranin-Lichtgrünpräparate, wohl einwandfrei ergeben, daß bei diesen Mitosen auch die generative Kernkomponente (Chromosomenplatte) von Caryosommaterial gebildet wird, wodurch zu den kürzlich von JOLLOS 1917 für *Hartmanella aquarum* und SCHÜSSLER für *Scytomomonas pusilla* sicherstellten Fällen ein weiteres unbestreitbares Beispiel einer solchen Entstehung sich zugesellt.

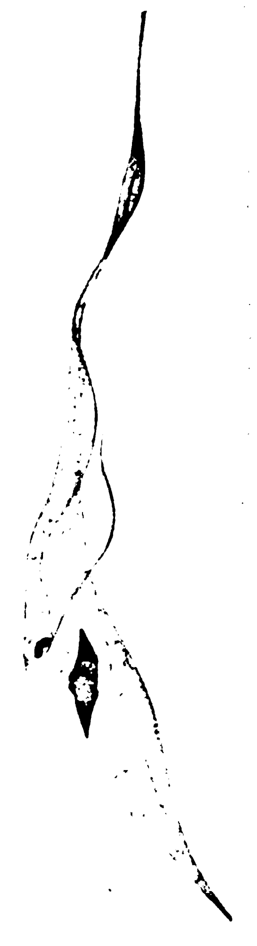


Fig. F. Kernteilung eines Fischtrypanosoms, Spindel undifferenziert. Nach M. ROBERTSON 1912.

Bildung des Geißelapparates.

Rosenbusch hat die Entstehung des neuen Geißelapparates in der Weise beschrieben, daß zunächst der Blepharoplast in derselben Weise wie der Hauptkern sich mitotisch teile, der neue Tochterblepharoplast hierauf ein Basalkorn abspalte, das dann durch Teilung zur neuen Geißel auswachse. Diesen Angaben gegenüber soll sich die Neubildung nach Kühn und v. Schuckmann sowie einer Anzahl englischer Forscher (Moore und Breinl, Martin, Woodcok) in der Weise vollziehen, daß sich der Blepharoplast durch eine einfache Durchschnürung teile und die neue Geißel durch Längsspaltung der alten resp. eine Abspaltung von ihr und nachfolgendem Längenwachstum gebildet werde. Neuerdings hat Kuczynski (1917) den Angaben von Kühn und v. Schuckmann bezüglich der Teilung des Blepharoplasten zwar zugestimmt, bezüglich der Neubildung der Geißel aber die Auffassung Schaudinn's und Rosenbusch's insofern bestätigt, als er zeigte, daß nach Teilung des alten Basalkorns die neue Geißel von dem einen Tochterbasalkorn aus von Anfang an selbständig aussproßt, während mit dem anderen Tochterbasalkorn die alte Geißel in Zusammenhang bleibt. In ganz entsprechender Weise hatte schon vorher Wenyon (1914) für *Herpetomonas muscae-domesticae* auf Grund sehr sorgfältiger Untersuchungen die Entstehung des Geißelapparates nachgewiesen.

Unsere eigenen Untersuchungen bestätigen die Angaben der beiden letzten Autoren in vollem Umfange. Was zunächst die Teilung des **Blepharoplasten** anbelangt, so konnten wir nur eine hantelförmige Durchschnürung dieses hier langgestreckten stäbchenförmigen Gebildes in der Richtung der Längsachse feststellen. Die Fig. 2—8 sowie 31—36 zeigen verschiedene Stadien dieses Vorganges, bei Eisenhämatoxylin- und Safranin-Lichtgrünpräparaten in übereinstimmender Weise. Nach der Durchschnürung strecken sich die Tochterblepharoplaste wiederum in die Länge, aber, wie es scheint, quer zu ihrer Teilungsachse. Bei Safranin-Lichtgrünpräparaten ist nämlich oft sehr deutlich eine scheinbar faserige Verbindung zwischen den geteilten Blepharoplasten zu beobachten, die wie die Zwischenspindel einer Mitose aussieht, auf der häufig die langgestreckten Blepharoplaste quer aufsitzen. Die Fig. 36—38, 47 u. 48 zeigen diese Verhältnisse in klarer Weise. Die frühe Längsstreckung der Tochterblepharoplaste, bei der oft schon eine leise Einkerbung in der Mitte auftritt (leichte Hantelform), kann eventuell als die frühzeitige Anlage der späteren Teilung aufgefaßt werden, analog den

Teilungen der Chromosomen in der Telophase, die ja neuerdings von Protozoen wie Metazoen bekannt geworden sind.

Wenn somit auch, offenbar wegen der Kleinheit und Kompacktheit dieses Organells bei unserer Form, eine irgendwie promitosenartige Teilung des Blepharoplasten nicht aufgefunden und somit die Angaben von Rosenbusch nicht bestätigt werden konnten, so spricht die Art und Weise, wie diese Teilung hier durchgeführt wird, vor allem daß ein Spindelrest nachweisbar ist, doch dafür, daß es sich hier um die Teilung eines kernartigen Elementes handelt und es erscheint durchaus nicht ausgeschlossen, daß an einem günstigeren Objekt sich Bilder finden lassen, die weitere Aufklärung bringen.

Dagegen ist die Annahme Rosenbusch's, daß das neue **Basalkorn** von dem einen Tochterbleraphoplast durch heteropole Teilung abgespalten würde, fraglos nicht zutreffend. Denn wie Kühn und v. Schuckmann nachweisen konnten, entsteht es durch Teilung des alten Basalkornes. Übereinstimmend mit diesen Forschern sowie mit Kuczynski und Wenyon, von denen vor allem der letztere sehr überzeugende Bilder gegeben hat, fanden auch wir eine derartige Neubildung, wie unsere Fig. 2, 3, 4 u. 7 zeigen. Auch alle von Rosenbusch gegebenen Bilder können damit im Einklang gebracht werden und müssen daher wohl in dieser Weise umgedeutet werden. Indem bei manchen Trypanosomiden die Tochterbasalkörner an die gegenüberliegenden Pole des sich teilenden Blepharoplasten rücken, können dann mitosenähnliche Bilder zustandekommen, wie sie Rosenbusch abgebildet hat. Denselben kommt aber, wie Wenyon und Kuczynski hervorgehoben haben, noch keine Beweiskraft zu. Immerhin ließen die Bilder Rosenbusch's, die genau der Natur entsprechen und doch gar nicht so selten zur Beobachtung gelangten, auch die Deutung zu, daß hier Mitosen nach dem sog. Grassi'schen Typus (von Janicki 1912) vorliegen, bei dem die Basalkörner die Rolle von Centren übernommen haben, also etwa so wie bei *Trichomonas.* Auch manche der Abbildungen von Wenyon bei *Herpetomonas* ließen sich so deuten. Da aber alle diese Fragen der mitotischen Teilungsmöglichkeit und somit der Kernnatur des Blepharoplasten auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungen weder im positiven noch negativen Sinne entschieden werden können, so müssen sie vor der Hand unbeantwortet bleiben.

Es erübrigt sich nun noch die Entstehung der eigentlichen **Geißel** zu schildern. Schon oben wurde gezeigt, daß das Basalkorn sich teile, die eine Tochterhälfte mit der alten Geißel in Zusammenhang bleibe, während die andere frei daneben liegt (Fig. 2).

Von letzterer aus sproßt nun völlig frei die neue Geißel aus, wie die Abbildungen 4, 7, 8, 10, 11 u. 14 deutlich zeigen. Eine knopfförmige Verdickung, die ja bei der freien Geißel so außerordentlich deutlich zu erkennen ist, konnte, so lange die Geißel noch völlig im Innern des Plasmas sich erstreckt, nicht mit absoluter Sicherheit nachgewiesen werden, nur gelegentlich war eine solche knötchenförmige Verdickung zu beobachten (Fig. 10). Dagegen fand sie sich, sowie die neue Geißel aus dem Plasma herausgewachsen ist (Fig. 9 u. 15).

Kühn und v. Schuckmann sowie eine Reihe englischer Forscher haben nun, wie oben schon bemerkt, angegeben, daß die neue Geißel zunächst durch Längsteilung der alten entstehe und erst nachträglich selbständig auswachse. In der Tat erwecken die meisten Bilder, die man von den frühen Stadien der Geißelbildung zu Gesicht bekommt, den Anschein, als ob sie sich spalte (Fig. 3, 5, 6). Nachdem aber Rosenbusch, Wenyon, Kuczynski, Kühn und v. Schuckmann (wenigstens für die multiple Teilung von *Trypanosoma lewisi*) und wir hier für *Trypanosoma theileri* eine Entstehung der neuen Geißel von den ersten Anfängen an durch Teilung des Basalkorns resp. durch Auswachsung desselben mit Sicherheit nachgewiesen haben, müßte man annehmen, daß innerhalb ein und derselben Gruppe, ja bei derselben Art zwei ganz verschiedene Moden der Geißelbildung vorkommen können. Das erscheint aber um so unwahrscheinlicher, als sonst bei allen Flagellaten völlig übereinstimmend von den alten klassischen Untersuchern wie Stein und Bütschli, bis zu den neuesten Autoren eine Neubildung der Geißeln nur durch Auswachsen, völlig unabhängig von den alten Geißeln angegeben wurde, wobei alle neueren Autoren auch noch darin übereinstimmen, daß dieses Auswachsen von den geteilten Basalkörnern aus durch Teilung vor sich geht. Dieser Widerspruch in den Befunden läßt sich aber leicht beseitigen durch eine andere Deutung der scheinbaren Spaltungsbilder. Braucht man doch nur anzunehmen, daß das Ende der neuauswachsenden Geißel sich an die alte anlehne und beim Weiterwachsen entlang der alten Geißel sich vorschiebe, vielleicht bedingt durch einen geringeren Widerstand des Protoplasmas in dieser Gegend. So zeigt unsere Fig. 11 sehr deutlich, daß die neue Geißel der alten nur anliegt. Auch bei der der Fig. 6 zugrunde liegenden Form konnte man sich im Mikroskop bei Benutzung der Mikrometerschraube überzeugen, daß das gleiche der Fall war. Ja die Spaltungsbilder könnten sogar einfach durch Verblebung der neuen Geißelenden mit der alten Geißel bei der Fixierung zustandekommen.

Auf der anderen Seite machen gerade die meisten zur Beobachtung gelangenden Bilder einer Spaltung der Deutung als Spaltung die größten Schwierigkeiten insofern, als die beiden Spaltäste häufig verschieden groß sind (Fig. 6), was bei der Spaltung eines im Gelzustande befindlichen festen elastischen Fadens, als welcher nach allen neuen Untersuchungen speziell denen von Koltzoff die Geißelfibrillen zu gelten haben, doch nicht möglich wäre. Auch auf den meisten Abbildungen von Kühn und v. Schuckmann (es sei nur auf ihre Abbildungen Fig. 15, 36, 38, 40, 48, 60 usw. verwiesen) sind die beiden Spalthälften verschieden lang. Wie jede Naturwissenschaft darf sich aber auch die Biologie nicht nur auf die einfache Registrierung von Beobachtungen beschränken; vielmehr besteht ihre Aufgabe vor allem in der systematischen gedanklichen Verknüpfung verschiedener Beobachtungen und begrifflicher Vorstellungen untereinander. Und von diesem Standpunkt aus scheint uns der Schluß unabweisbar, daß auch bei den Trypanosomiden die neuen Geißeln stets durch Auswachsen entstehen und die Spaltungsbilder nur vorgetäuscht werden. Mit der Frage, ob Geißeln sich spalten oder „auswachsen“, scheint uns auch im Gegensatz zu Kuczynski ein recht erhebliches Interesse verknüpft, da nicht nur wichtige theoretische Auffassungen über die Genese fibrillärer Strukturen, sondern auch Grundfragen der Kolloidphysik des Protoplasmas, resp. gewisser Protoplasmadifferenzierung aufs engste damit verknüpft sind.

Zusammenfassend kommen wir daher zu dem Schluß, daß bei *Trypanosoma theileri* Blepharoplast und Basalkorn sich selbständig teilen und daß die alte Geißel mit dem einen Tochterbasalkorn im Zusammenhang bleibt, während von dem anderen Basalkorn aus die neue Geißel neu gebildet wird.

Literaturverzeichnis.

Alexeieff, A. (1911): Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres Groupes de Protozoaires. C. R. Soc. Biol. T. 71.

— (1912): Notes sur les Herpetomonadidae (= Trypanosomidae Doflein 1911). Arch. Zool. Expér. Gen. T. 9.

Behn, K. (1911): Gehen die bei Rindern kulturell nachweisbaren Flagellaten aus Trypanosomen hervor? Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 70 1911.

Berliner, E. (1909): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Chagas, C. (1910): Über eine neue Trypanosomiasis des Menschen. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. Bd. 1.

Dobell, C. C. (1908): The structure and life-history of Copromonas subtilis n. g. et n. sp. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 52.

Doflein, F. (1916): Lehrbuch der Protistenkunde. 3. Aufl.

— (1916a): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. Pyxidicula operculata (Agardh). Zool. Jahrb. Bd. 39.

Hartmann, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne. Jena.

— (1916): Die Kernteilung von Chlorogonium. Sitz.-Ber. Ges. f. Naturf. Freunde, Berlin.

Hindle, E. (1909): Life-History of Tryp. dimorphon. Univ. California Publ. Zool. 6.

v. Janicki, C. (1912): Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich bei parasitischen Formen. Verh. Naturf. Ges. Basel. Bd. 23.

Jollos, V. (1917): Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. Arch. f. Protistenk. Bd. 37

Kuehn u. v. Schuckmann (1912): Cytologische Studien an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl. 14 Bd. 2.

Kuczynski, M. (1917): Über die Teilung der Trypanosomenzelle nebst Bemerkungen zur Organisation einiger nahestehender Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 38.

Martin, C. H. (1910): Observations on Trypanoplasma congeri. I. The division of the active form. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 55.

Salvin-Moore u. Breinl (1907): The cytology of the trypanosomes. Ann. Trop. Med. Parasit. Vol. 1.

Nöller, W. (1917): Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 21.

Robertson, M. (1911): Transmission of Flagellates Living in the Blood of certain Freshwater Fishes. Phil. Trans. of Royal. Soc. London. Ser. B. Vol. 202.

Rosenbusch, F. (1909): Trypanosomen-Studien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Schaudinn, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. 20.

Schüssler, H. (1917): Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien. I. Über die Kernteilung von *Scytomonas pusilla* Stein. Arch. f. Protistenk. Bd. 38.

Wenyon, C. M. (1913): Observations on Herpetomonas muscae domesticae and some allied flagellates. Arch. f. Protistenk. Bd. 31.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf Kulturformen von *Trypanosoma theileri* und sind nach feucht fixierten und gefärbten Präparaten bei Zeiss Objekt. Apoch. 2 mm und dem Comp.-Oc. 18 mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Mikroskoptischhöhe von der wissenschaftlichen Zeichnerin Frl. Krause gezeichnet. Die Vergrößerung beträgt ca. 2600.

Tafel 14.

Sämtliche Abbildungen dieser Tafel sind nach mit Sublimatalkohol oder Flemming'scher Flüssigkeit fixierten und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbten Präparaten hergestellt; bei Fig. 25—30 wurde mit Lichtgrün nachgefärbt.

Fig. 1. Vegetative Form.

Fig. 2 u. 3. Teilung des Basalkorns.

Fig. 4—15. Neubildung des Geißelapparates.

Fig. 16. Metaphase.

Fig. 17—24. Ana- und Telophasen der Kernteilung und verschiedene Stadien der Zellteilung.

Fig. 25—30. Pro-, Meta- und Anaphasen der Kernteilung.

Tafel 15.

Die Fig. 31—52 sind nach Safranin-Lichtgrünpräparaten, Fig. 53—58 nach Feucht-Giemsa-Präparaten hergestellt.

Fig. 31—38. Teilung des Blepharoplasten und Prophasen der Kernteilung.

Fig. 39, 40. Späte Prophasen, bei Fig. 36—38 spindelartige Verbindungen zwischen den geteilten Blepharoplasten.

Fig. 41. Metaphasen.

Fig. 43—46. Anaphasen.

Fig. 47—50. Telophasen. Bei Fig. 47 u. 48 deutliche spindelartige Verbindungen zwischen den geteilten Blepharoplasten.

Fig. 52. Mehrfachteilung.

Fig. 53. Vegetative Form nach Giemsa-Färbung, kräftig gefärbt. Kern vergrößert.

Fig. 54. Dasselbe Präparat stärker differenziert.

Fig. 55 u. 56. Zwei Kernteilungsstadien aus zu stark gefärbten Präparaten, alle Strukturen im Caryosom zugedeckt.

Fig. 57 u. 58. Pro- und Anaphasen richtig differenziert.

Bacterium proteus X 19 (Weil-Felix) in der Kleiderlaus.

Von
Dr. **Kuczynski**, Feldhilfsarzt,
Assistent eines Armeepathologen.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Die Frage der Ätiologie des Fleckfiebers harrt noch ihrer Lösung. Immerhin ist in den letzten Jahren außerordentlich wertvolles Material zusammengetragen worden, ohne daß es jedoch zu einer zuverlässigen Gliederung der Einzeltatsachen nach ihrer Bedeutung für die Pathogenese ausreichte. Die Forschung neigt jedoch augenblicklich der Annahme zu, daß die Ätiologie des Fleckfiebers etwas Komplexes darstellt. Es erscheint ziemlich aussichtslos, zu einem befriedigenden Erfolge zu kommen, ohne sich mit dem ganzen Tatsachenmaterial vertraut zu machen und abzufinden.

Der Streit dreht sich zum Teil heute noch darum, ob der Plotz'sche anärobe *Bacillus typhi exanthematici*, die *Rickettsia prowazeki* Rocha-Lima oder das *Bacterium proteus* X 19 (Weil-Felix) „der Erreger ist".

Popoff [1]) hat in Bestätigung der Befunde von Plotz in Amerika und von Baehr in Galizien (vgl. Plotz, Olitzky, Baehr, die Ätiologie des Fleckfiebers 1917, Urban und Schwarzenberg) in 65 Proz. der Fälle aus dem Blut Fleckfieberkranker den Plotz'schen Bacillus gezüchtet, „kleine coccenähnliche anaerobe Bakterien, die gewöhnlich

[1]) Deutsche med. Wochenschr. Nr. 16 1916, Wiener med. Wochenschr. Nr. 41 1917, Med. Klin. Nr. 14.



in Diplo- bzw. Biskuitform auftreten, zu züchten sind, welche mit den Seren Fleckfieberkranker in Verdünnung bis 1 : 400 und darüber, manchmal sogar bis zur Serumverdünnung 1 : 1600 und 1 : 2000 agglutinieren". Popoff glaubt, daß diese „Coccobacillen" mit der *Rickettsia prowazeki* identisch sind, weil mit der Häufigkeit des Vorkommens des Plotz'schen Bacillus im Fleckfieberblut (nach Plotz sogar in 80 Proz. der Fälle!) nur noch die außerordentliche Regelmäßigkeit des Rickettsienbefundes in der Laus zu parallelisieren ist. Beide Gebilde sollen auch nach Form, Größe, Aussehen nicht zu trennen sein. Der einzige Unterschied der Färbbarkeit — *Rickettsia* gramnegativ, *Bacillus* Plotz grampositiv — wird von Popoff nicht für ausschlaggebend gehalten, zumal da die Färbbarkeit in seinen Experimenten, besonders bei aerob umgezüchteten Stellen in allen Abstufungen bis zur Gramnegativität umschlug.

Träfe die Annahme Popoff's zu, so wäre in der Tat eine große Vereinfachung des Problems erzielt. Ich hoffe, daß sich mit der im folgenden angegebenen Methode in ganz kurzer Zeit der Beweis für oder gegen diese Hypothese erbringen läßt und werde darauf dann zurückkommen.

Sehen wir also vorläufig von dem Befunde des Plotz'schen Bacillus ab, so stehen sich noch die *Rickettsia* und der Weil-Felix'sche *Bacillus* gegenüber.

Die Vorgeschichte der „Rickettsienfrage" ist erst ganz kürzlich von Otto und Dietrich [1]) im Umriß dargestellt worden. Zu einer höchst bedeutungsvollen Arbeitshypothese konnte der Befund dieser coccenähnlichen Gebilde [2]) erst durch die Arbeit Rocha-Lima's (Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. 1916 Heft 1; Münch. med. Wochenschr. 39 u. a.) werden in Gemeinschaft mit der wichtigen Tatsache, daß durch den glänzenden Erfolg der Entlausung die Rolle der Laus als Mittler der Infektion über jeden Zweifel erhaben ist. Nur dieser wohlorganisierten Entlausung ist es zu verdanken, daß unser Heer praktisch von dieser furchtbaren Geißel aller früheren Kriege freigeblieben ist. Man muß dies besonders betonen, weil sehr unklare Bestrebungen der letzten Zeit diese Grundlage unserer hygienischen Maßnahmen, die zugleich den Ausgangspunkt jeder theoretischen Überlegung bieten sollte, in den Hintergrund drängen wollen.

Jedenfalls müssen wir daher innerhalb der Laus den Fleckfiebererreger suchen. Da es nun jederzeit gelingt, nichtinfizierte

[1]) Deutsche med. Wochenschr. Nr. 19 1917.

[2]) Prowazek: Berl. klin. Wochenschr. Nr. 44 1913, Rocha-Lima's, Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Heft 1 1916, Münch. med. Wochenschr. Nr. 39 u. a.

Läuse, deren Darm keine Bakterienflora birgt, an Kranken unter geeigneten Versuchsbedingungen zu infizieren derart, daß nach einer Reihe von Tagen innerhalb und außerhalb der Darmzellen eine Unmenge von „Rickettsien" sichtbar werden, so ist dies, wie schon früher im Zusammenhang erwähnt wurde, eine wichtige Begründung für die Annahme der Erregerschaft dieser Gebilde, **wenn sie tatsächlich die einzigen Organismen sind, welche unter diesen Umständen im Läusedarm auffindbar werden.**

Rocha-Lima hat nun gefunden, daß die „Rickettsien" eine intracelluläre Entwicklung durchmachen. Er verlangt, daß dieser Nachweis geführt wird, ehe die Diagnose „*Rickettsia prowazeki*" gestellt wird. Denn er gibt an, in normalen Läusen in 3 Proz. der untersuchten Tiere (Nicolle und Blanc-Conseil reden von 5 Proz.) morphologisch vollkommen identische Gebilde gefunden zu haben.

Selbst aber, wenn dies in dieser Form zuträfe, ist nicht zu verstehen, daß Friedberger[1]) daraus allein den „Rickettsien" und auch den Läusen als Überträger des Fleckfiebers so ziemlich jegliche Bedeutung abspricht. Demnach gäbe es ja keinen Vibrio der asiatischen Cholera, weil es ja zahlreiche Vibrionen gibt, die diesen gestaltlich gleichen, oder kleine Diphtheriebacillen, weil es auch apathogene Bacillen von ganz ähnlichem Verhalten gibt.

„Dafür daß die *Rickettsia* wirklich der Erreger ist, besteht aber auch bis heute nicht der Schatten eines Beweises, nur das eine scheint festzustehen, daß es sich hier um eine bis dahin unbekannte interessante Läuseinfektion handelt, die vielleicht unter den Bedingungen, wie sie die Laus beim Fleckfieberkranken findet (Temperatur? usw.), besonders intensiv zur Entwicklung gelangt."

Ich glaube, daß dieser Gedankengang nicht richtig ist. Vor allem, wenn sicher sterile Läuse plötzlich Rickettsien bergen und diese — woran auch Friedberger nicht zu zweifeln scheint — belebte Gebilde, Organismen darstellen, so muß die Laus, welche ja ausschließlich Menschenblut zu sich nimmt, sie mit diesem aufgesogen haben. Damit es aber hierzu kommt, muß schon eine beträchtliche Anzahl dieser Organismen in der Zirkulation des betreffenden Menschen kreisen, da die Blutmenge, welche eine Laus aufnimmt nur eine sehr kleine ist. Es muß also im menschlichen Körper eine Vermehrung dieser Gebilde stattfinden. Dies ist eine logische Voraussetzung für das Auftreten in der Laus; denn Friedberger betont mit Recht, daß die früher (Sergent, Foley, Vialatte sowie Rocha-Lima) behauptete Übertragung des Fleckfiebervirus auf die Nisse

[1]) Deutsche med. Wochenschr. 1917 Nr. 42 u. 43.

außerordentlich unwahrscheinlich geworden ist. Auch die Rickettsien des wolhynischen Fiebers bzw. der sog. normalen Läuse (*Rickettsia pediculi* ROCHA-LIMA) sind nach den Erfahrungen von JUNGMANN und KUCZYNSKI [1]) sowie von ROCHA-LIMA [2]) auf den Darmkanal der befallenen Tiere beschränkt und werden nicht auf die nächste Generation vererbt. Mit dieser Überlegung aber fällt es mir sehr schwer, an die Rickettsienbefunde in 3—5 Proz. von „normalen Läusen" zu glauben. Wie vor allem gelangten die betreffenden Autoren zu dem Begriff „normal"? Doch wohl so, daß sie Läuse von Leuten untersuchten, die weder zurzeit an Fleckfieber (oder an wolhynischem Fieber) litten, noch anamnestisch in jüngerer Vergangenheit ein solches durchgemacht hatten. Ich halte daher die Anschauung ROCHA-LIMA's für ganz richtig, der zur Erklärung der weiten Verbreitung seiner „*Rickettsia pediculi*" die von uns früher bereits betonte Mannigfaltigkeit des klinischen Bildes der *Febris wolhynica* heranzieht.

„Eine andere, zunächst fernliegend erscheinende, aber doch nicht ganz unwahrscheinliche Hypothese, welche die ätiologische Rolle der *Rickettsia pediculi* annehmbar machen könnte, wäre die Annahme einer großen Verbreitung des Fünftagefiebers unter verlausten Menschen weit über die Grenzen des bisher als verseucht erkannten Gebietes hinaus, so daß die gesunden Träger von infizierten Läusen als unbemerkt gebliebene Fälle von wolhynischer Infektion aufzufassen wären. Die Ungleichmäßigkeit der klinischen Erscheinungen, die minimal sein können, die Geringfügigkeit der Beschwerden, die leicht für vorübergehende Erkältung oder Rheumatismus gehalten werden können, würden schon die Tatsache erklären, daß die Krankheit bei verwahrlosten Individuen unbekannt blieb, bis die unter ärztlicher Kontrolle stehenden bzw. über jederzeitige ärztliche Hilfe verfügenden Soldaten daran erkrankten. Auch hier brachte erst das gehäufte Auftreten der eigentümlichen Erkrankung die Erkenntnis, daß es sich wirklich um eine selbständige Krankheit handelt. Die Schwierigkeit der Abgrenzung des Krankheitsbildes und die Verschiedenheit der Meinungen über diesen Punkt lassen auch erkennen, daß die Art und Weise wie der Mensch auf die Infektion mit dem wolhynischen Virus reagiert, ebenso qualitativ wie quantitativ verschieden sein kann. So kommt es nicht selten vor, daß Anfälle nur durch geringfügige, subjektive Beschwerden gekennzeichnet werden.

[1]) Zeitschr. f. klin. Med. 1917 Bd. 85 Heft 3 u. 4.

[2]) Münch. med. Wochenschr. 44.

Auch werden Fälle mit nur rudimentären Erscheinungen von Korbsch, Jungmann und Kuczynski erwähnt. Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, daß viele Personen die Infektion ganz reaktionslos durchmachen, ein Vorgang, der auch beim Fleckfieber vorkommen dürfte, wie es aus dem Tierversuch hervorgeht. Die oben von Munk mitgeteilten epidemiologischen Daten, die er gegen die Übertragung durch Läuse anführt, könnte auch dadurch zu erklären sein, daß von den vielen infizierten Soldaten nur eine bestimmte Anzahl sichtlich erkrankte."

Diese Vermutung entspricht durchaus der Anschauung, die wir selbst auf Grund eines sehr großen Beobachtungsmaterials von dem schwankenden Charakter des wolhynischen Fiebers uns gebildet haben. Gerade größere epidemiologische Untersuchungen haben gezeigt, daß die große Mehrheit der Erkrankungen so leicht verläuft, daß bei der Truppe viele Leute nicht einmal Schonung vom Dienst in Anspruch nehmen, oder aber nur ganz vorübergehend in Revierbehandlung sind. So wird für Ärzte hinterer Sanitätsformation ein Einblick in den pandemischen Charakter der Erkrankung sehr erschwert. Kommt hinzu, daß in einigen Fällen interkurrente fieberhafte Erkrankungen die Krankheit klinisch zum Abschluß bringen können (Pneumonie, Pleuritis), oder aber doch ihren Charakter im Sinne einer Abschwächung ändern können, worauf letzten Endes wohl auch der gute Erfolg der von Richter-Kiel empfohlenen intravenösen Kollargoltherapie beruht.

Die Beweisführung Friedberger's wird noch besonders dadurch entwertet, daß nach Rocha-Lima's sorgfältigen Untersuchungen die Wachstumsform der *Rickettsia wolhynica = pediculi* im Gegensatz zu der intracellulären der *Rickettsia prowazeki* in der Regel eine extracelluläre im Darmlumen ist. Zwar haben Jungmann und Kuczynski in einigen Fällen, wie dies auch Rocha-Lima bestätigt, eine offensichtliche Vermehrung der Rickettsien in zahlreichen Darmzellen beobachtet und Bilder gesehen, die den aus Fleckfieberläusen gewonnenen außerordentlich ähneln; jedoch wendet Rocha-Lima ein, daß es sich hier allem Anscheine nach um einen abnormen Vorgang handelt. Darüber ein Urteil zu gewinnen, war in der Tat durch die angewandte Methode des Zupfpräparates, wenn auch nicht verhindert, so doch erschwert, so daß durch diese Berichtigung Rocha-Lima's die Annahme der Spezifität der Rickettsienbefunde eine wesentliche Stütze erfährt. Über die anderen von Rocha-Lima gemachten Unterschiede kann ich um so weniger ein Urteil fällen, als

die Zahl meiner Versuche an Fleckfieberkranken zu gering ist und unter anderen Gesichtspunkten angestellt wurden.

JUNGMANN und KUCZYNSKI haben ferner bei Verarbeitung großer Läuseserien kurze Zeit nach dem Saugakt im Mageninhalt der Laus in einigen Fällen Gebilde beobachtet, die von Rickettsien in keiner Weise unterscheidbar waren und glauben in Übereinstimmung mit diesen Befunden, wie schon früher RICKETTS und WILDER sowie andere (vgl. OTTO und DIETRICH l. c.) auch im Blut von Fleckfieberkranken, sowie unter bestimmten Bedingungen auch bei Wolhynikern davon nicht unterscheidbare Gebilde festgestellt zu haben. Jedenfalls krankt die Methode an der Unmöglichkeit gelegentliche Befunde von Gebilden, die mit der bekannten und typischen Form der *Rickettsia* des Läusedarms nicht übereinstimmen, verwerten zu können.

Es läßt sich vor allem aus diesen Befunden die „Erregernatur" der *Rickettsia* nicht ableiten. Ein erster Schritt nur auf diesem Wege sind die recht schwierigen und vorsichtig zu beurteilenden Agglutinationsversuche OTTO's und DIETRICH's, welche eine Ausflockung von Rickettsienemulsionen aus Läusedärmen mit Fleckfieberseren in Verdünnungen bis 1:100 beobachteten.

Einer hohen Wertung der Rickettsienbefunde steht zunächst die WEIL-FELIX'sche Reaktion gegenüber, von der FRIEDBERGER wohl etwas zuweit ausholend sagt, daß sie die einzige wirklich unumstößliche und unumstrittene Tatsache darstellt, die auf dem Gebiete der Fleckfieberforschung in diesem Kriege bisher gezeitig worden ist. Es ist allerdings auch durch die Erfahrungen des Krieges bewiesen, daß diese Reaktion für die Diagnose des Fleckfieber eine Bedeutung besitzt, wie der Widal für den Typhus. Durch die Arbeiten von KOLLE und SCHLOSSBERGER [1]) sowie von REICHENSTEIN [2]) ist die Anwesenheit spezifischer komplementbindender Antikörper nachgewiesen, wobei als Antigen Aufschwemmungen des Bacillus X 19 dienten. Die Agglutination selbst ist äußerst konstant von höchsten Werten und bleibt in Agarpassagen erhalten. Es wird daher von den Autoren die Annahme einer Paragglutination [3]) von der Hand gewiesen, es kann sich nach ihrer Meinung nur um den Ausdruck einer Mischinfektion des eigentlichen Erregers und des X 19 handeln oder um eine Gruppenagglutination, falls nicht der Fleckfiebererreger (gegebenenfalls die Rickettsien)

[1]) Münch. med. Wochenschr. Nr. 10 1917.
[2]) Deutsche med. Wochenschr. Nr. 18 1917.
[3]) OTTO: Med. klin. 1916.

„keine Antikörper bilden, die auf sie selbst eingepaßt sind, sondern nur solche, die zufällig, aber spezifisch mit dem Bacillus X 19 reagieren".

Dagegen spricht, wie Hamburger und Bauch[1]) mit Recht bemerken, die Immunität gegen eine Neuinfektion. Auch sie nehmen im Sinne einer von Kolle und Schlossberger angestellten Überlegung eine „heterogenetische Antigenwirkung" des Fleckfiebervirus im Menschenkörper an. Nach Hamburger und Bauch ist eine „Misch- oder Sekundärinfektion mit Proteuskeimen für das Zustandekommen der Weil-Felix'schen Reaktion so gut wie ausgeschlossen". Sie folgern dies vor allem aus einem Selbstversuche Bauch's, der eine Aufschwemmung einer X 19-Kultur verschluckte, worauf Blähungen und Durchfälle, aber keine Agglutininbildung folgten.

Tatsächlich übersehen die Autoren ganz die einzig sichergestellte Übertragung des Fleckfiebervirus durch die Laus, d. h. auf dem direkten Blutweg und wählen ziemlich willkürlich als Eingangspforte den Darm, von dem es noch in keiner Weise sichergestellt ist, daß er ein Eindringen des Virus in den Körper vermitteln kann. Daher ist in Wirklichkeit der Schluß der Autoren aus diesem Versuche hinfällig.

Dagegen ist es Dienes[2]) und Zeiss[3]) gelungen, aus dem Blut von Fleckfieberkranken Proteusstämme von allen Eigenschaften des X 19 zu züchten, nachdem die Züchtung der ersten Stämme durch Weil und Felix aus dem Harn von Fleckfieberkranken sich auch nur so verstehen läßt, daß die im Körper verbreiteten Bakterien durch die Nieren ausgeschieden werden. Aus Leichenteilen hat Felix[4]) in drei Fällen den X 19 züchten können. Dann hatte Zeiss den, wie mir scheint, besonders bemerkenswerten Befund des Weil-Felix'schen Bacillus in einem Absceß nach Fleckfieber. Schließlich gelang in einigen Fällen die Züchtung des X 19 aus Fleckfieberläusen (Dienes). Diesen Befunden, welche durchaus die Annahme eines spezifischen Zusammenhanges zwischen X 19 und dem Fleckfleber stützen, steht gegenüber:

I. Das Auftreten einer Agglutination in einigen untersuchten Fällen bei *Febris wolhynica* im Initialfieber (Jungmann und Kuczynski l. c.) z. B. in meinem Falle in einer Verdünnung von

---

[1]) Deutsche med. Wochenschr. Nr. 39 1917.

[2]) Feldärztl. Beil. k. k. II. Armee 1916; Deutsche med. Wochenschr. S. 461 ff. 1917.

[3]) Deutsche med. Wochenschr. S. 1227 1917.

[4]) Münch. med. Wochenschr. Nr. 39 1917.

1:200 am dritten Tag, die aber nicht weiter anstieg, sondern sich im Gegensatz zum Verhalten beim Fleckfieber schnell verlor. Die anderen Autoren, die sich hiermit beschäftigt haben, untersuchten wohl niemals im Initialfieber, so daß diesen negativen Befunden keine besondere Bedeutung beizumessen ist. Jedoch ist die Anzahl auch unserer Fälle zu klein, um etwas sicheres hierüber auszusagen. Ich habe Fälle schwersten Initialfiebers ohne diese Reaktion gesehen.

II. Das Auftreten einer positiven Agglutination und Blutkultur in einigen von DIENES beschriebenen Fällen von Typhus, Paratyphus, Krankheitsbildern unklarer Art bei großer Schwächung des Körpers. In zwei Fällen war sogar die Blutkultur positiv bei fehlender Agglutination.

DIENES selbst führt dann aus: „Wir wollen nicht im geringsten behaupten, daß diese Kranken Fleckfieberfälle sind, aber mit Rücksicht auf die große Zahl der bisher mitgeteilten Kontrollfälle, welche in Hinblick auf die Spezifizität der Serumreaktion untersucht wurden, sollen wir daran denken, und da die Kranken sich in verseuchten Ortschaften aufhielten, können wir Fleckfieber nicht mit absoluter Sicherheit ausschließen.“ DIENES fügt noch einen weiteren ganz ähnlichen Fall uncharakteristischer Bewegung an, der sich inmitten einer fleckfieberkranken Familie darbot, und bei dem sich das WEIL-FELIX'sche Bakterium im Blut fand.

Es ist DIENES anscheinend entgangen, daß sich in CURSCHMANN's Monographie die Angabe von JAQUOT findet, der in der Umgebung von Fleckfieberkranken Leute beobachtete, die unter kleinen Temperaturbewegungen kränkelten, ein Zustand, der durch die Trennung von Kranken behoben wurde. Er vermutete dahinter eine Einimpfung des Krankheitsgiftes in kleinsten Dosen.

Gewiß muß man bei solchen Fällen in einer Fleckfiebergegend zunächst an Fleckfieber selbst denken. Wenn wir aber diese eigenartigen Krankheitsbilder sehen, die anscheinend auch durchaus nicht den abortiven Verlaufsformen des Fleckfiebers ähneln, wie wir sie bei Kindern und Erwachsenen gar nicht selten beobachtet haben, so müssen wir entweder an eine ganz eigenartige Änderung der vom Virus ausgehenden Reaktionen glauben oder aber annehmen, daß aus irgendeinem Grunde (gegebenenfalls infolge natürlicher Immunität) das Fleckfiebervirus selbst nicht zur Entfaltung kam und wir es hier mit Erscheinungen zu tun haben, welche durch die Vermehrung des X 19 im Körper bedingt sind, für welche andere Erkrankungen (Typhus, Paratyphus, wolhynisches Fieber) oder aber

eine sehr starke Herabsetzung der allgemeinen Widerstandskraft den Boden bereitet haben. Es ist ja eine experimentell erhärtete Tatsache, daß bei gleichzeitiger Lahmlegung der Widerstandskräfte harmlose Bakterien eine tödliche Septikämie erzeugen können (Thiele und Embleton).

Da außerdem infolge der Hantierung mit dem Weil-Felix'schen Bacillus niemals eine Erkrankung an Fleckfieber beobachtet worden ist, so erschien es sehr unwahrscheinlich, daß der X 19 der Erreger des Fleckfiebers ist. Fraglich ist es jedoch, wie weit er als Begleitbakterium eine Rolle spielt. Um auf diesem Wege weiterzukommen, ist es nötig, das Verhalten des X 19 in der Laus zu studieren und des weiteren seine Einwirkung auf den menschlichen Organismus und zwar ausgehend von der Erfahrung, daß die Laus, wenn nicht der einzige, so doch der ausreichende Mittler ist, um alle mit dem Fleckfieber verbundenen Erscheinungen hervorzurufen. Es gilt also den X 19 der Laus so einzuverleiben, daß möglichst die natürlichen Funktionen der Laus dadurch nicht beeinträchtigt werden. Dies gelang auf relativ einfache Weise. In einer Aufschwemmung des X 19 in physiologischer Kochsalzlösung bei hoher Konzentration wurde eine feinste Pravaznadel (Nr. 18) getaucht und damit die Laus etwa $^3/_4$ Stunden nach einer reichlichen Mahlzeit am zweiten oder dritten Abdominalsegment senkrecht zur Rückenfläche mit kleinstem eben wirksamen Stich in den Mitteldarm geimpft. Die Laus wurde am Hinterende mit einer ganz kleinen Pinzette festgehalten. Die Nadel setzt man am besten auf eine 5 oder 10 ccm Spritze auf, welche eine sichere Führung gestattet. Man erlangt sehr leicht eine so große Übung, daß die Operation gleichmäßig ausfällt und auch der Verlauf des Experimentes bei den Tieren einer Serie parallel ist. Die Läuse wurden längere Zeit vordem und während des ganzen Experimentes an mir selbst gefüttert und zwar am Handrücken 3—4 mal täglich. Dabei wurde der Kot jeden Tieres öfters auf Parasiten untersucht. In den 72 Läusen dieser Versuchsserie 1—6 fanden sich in keinem Falle Rickettsien.

Die Operation führt meist zu einem kleinen Darmwandprolaps, welcher anscheinend gut vertragen wird, denn die Kontrolltiere überstanden im allgemeinen die Operation recht gut, solange für eine mäßige Anreicherung ihrer Gefängnisse mit Wasserdampf Sorge getragen wurde. Die operierten und geimpften Tiere gingen mir hingegen nach längstens dreimal 24 Stunden ein, in der Regel lebten sie nur 2×24 Stunden. Sie wurden bei etwa 18° Celsius in kleinen Deckelschalen auf Zellstoff gehalten. Diese Gefäße ihrerseits wurden

bei jeder Kontrolle, Fütterung usw. bis zum Beschlagen angehaucht und zudem in feuchten Kammern (tiefe Petrischalen) aufbewahrt. Die Tiere waren bis kurz vor dem Tode recht munter und sogen nach der Impfung bis zu 8 mal an mir, um dann meist plötzlich zu sterben, nachdem sie ganz kurze Zeit vorher äußerst schwach erschienen, so daß sie auf der Hand keinen rechten Halt finden, taumelten, auf dem Rücken liegen blieben. Oft fand ich die Tiere kurz nach einer Mahlzeit prallgefüllt tot auf.

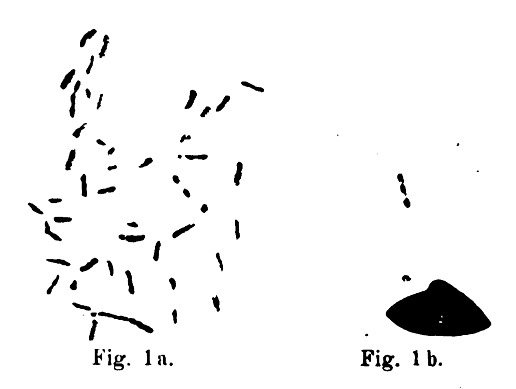


Fig. 1a. Fig. 1b.

Fig. 1a. Ausgangskultur von X 19 auf Agar 1,5 mm Zeiss Comp. Oc. 12.

Fig. 1b. X 19 im Kot eines operierten und geimpften Tieres beim zweiten Saugakt. 1,5 mm Zeiss Comp. Oc. 12.

War in dem verimpften Material ein kleines Agarbröckchen mit Bakterien, so wird dies meist sehr schnell nach der Impfung mit dem Kot ausgeschieden. Es haften aber doch eine gewisse Menge Bakterien, die nun beginnen, in der Laus intensiv zu wuchern. Die sehr unregelmäßig gestalteten, bald als Diplococcen mit Zwischenstück (aber viel gröber und intensiver gefärbt als die *Rickettsia*) oder kuglich oder als kurze Fäden erscheinende Bakterien der Ausgangskultur beginnen sich in den ersten 24 Stunden bereits intensiv zu vermehren durch gewöhnliche Teilung, dann aber sehr bald schon daneben durch Auswachsen zu langen Fäden von bis zu 30 μ Länge, die hiernach einem charakteristischen Quellungsprozeß unterliegen, oder aber die kleinen Bakterien quellen von Anfang an auf und wachsen dann erst zu längeren Fäden aus. Dabei sondern sich im Gimsapräparat rote ring- und bandartige Gebilde, die aus den Knötchen und Knöpfen der ursprünglichen Bakterien hervorgehen, von einer bei bestimmter Färbungsintensität blauen, nach längerer Farbeinwirkung blau-violetten plasmatischen Substanz. Die roten Gebilde, welche in kleinen Exemplaren meist paarweis gelagert sind, vermehren sich intensiv mit dem Wachstum der Fäden. Ich werde über diese Dinge in anderem Zusammenhang ausführlicher berichten.

Schließlich ist der ganze Darm der Laus mit zum größtenteil fadenartig ausgewachsenen und recht voluminösen Bakterien angefüllt. Dann gehen die Läuse zugrunde. Ich zweifle eigentlich nicht daran, daß dieser nach der Operation stets in recht kurzer Zeit erreichte Zustand den Tod der Läuse verursacht; jedoch ist es immerhin möglich, daß die Darmverletzung begünstigend wirkt. In diesem Zusammenhange muß gleich auf Beobachtungen ROCHA-LIMA's bei der experimentellen Infektion bei den Läusen am Kranken hingewiesen werden. „Während die mit *Rickettsia prowazeki* infizierten Läuse vielfach an der Infektion zugrunde gehen, wird dergleichen bei den mit *Rickettsia pediculi* infizierten Läusen selten beobachtet."

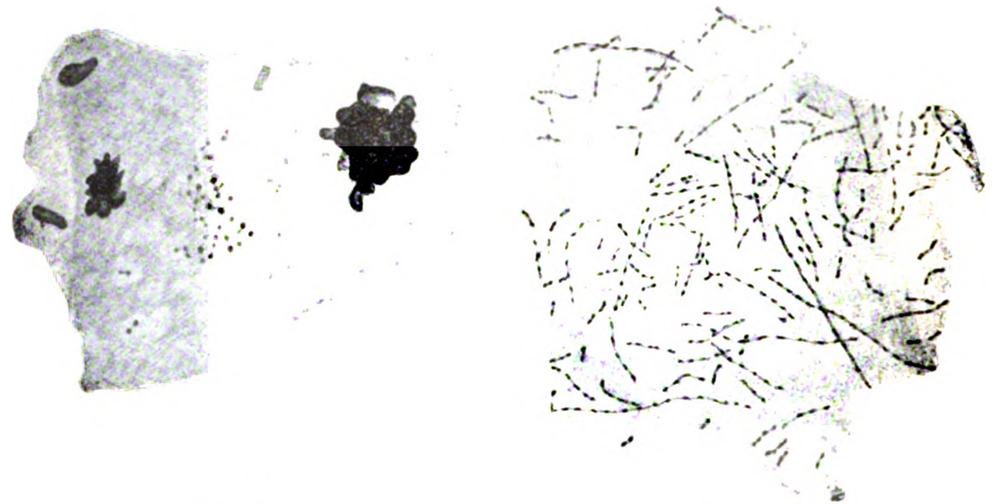


Fig. 2a. Fig. 2b.

Fig. 2a. *Rickettsia wolhynica* in der Laus. Zupfpräparat. Man sieht die strang- und gitterartigen Verbände. 1,5 mm, ZEISS Comp. Oc. 12.

Fig. 2b. X 19 in der Laus am dritten Tage nach der Impfung. Keine besonders starke Infektion. 1,5 mm, ZEISS HUYGENS-Ocular 1.

Ergänzend muß ich bemerken, daß die Darmzellen niemals befallen werden. Übergänge zu der eigenartigen Wachstumsform der X 19 in der Laus finden sich in Kulturen auf Blutagar.

Sofern zahlreiche Exemplare vorliegen, wird man selbst kleine Proteusbakterien im allgemeinen mit Rickettsien nicht leicht verwechseln können. Dennoch wird man stets Vorsicht bewahren müssen. Die Reininfektion mit X 19 führt in der Laus zu einem ganz charakteristischen Bilde, wie es unter natürlichen Bedingungen

wohl noch nicht in der Laus beobachtet worden ist. Jedoch ist bisher noch in keiner Weise genügend mit der Möglichkeit einer Mischinfekt der am Kranken infizierten Laus gerechnet worden, während doch allein schon der kulturelle Nachweis der X 19 in der Laus mindestens auf die Möglichkeit eines solchen hinweist. Gerade vereinzelte Proteusbakterien inmitten einer *Rickettsia*-Infektion werden außerordentlich leicht entweder übersehen werden oder



Fig. 3. X 19 in der Laus. Anfang des dritten Tages nach der Impfung. 1.5 mm. Zeiss Comp. Oc. 12.

aber zu der irrtümlichen Annahme aberranter Rickettsienformen verleiten. Aus meinen früheren Abbildungen (in der Zeitschr. f. klin. Med.), wie auch aus dem beigefügten Bild einer *Rickettsia wolhynica*-Gruppe geht wohl nicht nur die außerordentliche Ähnlichkeit der einzelnen Rickettsien hervor, zwischen denen oft nur geringe Größenunterschiede bestehen, sondern auch die Unmöglichkeit aus derartigen Präparaten eine Differentialdiagnose der verschiedenen *Rickettsia*-Arten herzuleiten.

Ganz besonders verdächtig in dieser Beziehung ist ein Präparat, welches OTTO und DIETRICH (l. c. Abb. 1) abbilden. „Während in der Laus Nr. 1 (getötet am vierten Tage nach dem Ansetzen) sich außerordentlich viel lange Fädenformen finden, die, wie man sieht, zum Teil in Rickettsienformen zerfallen, bemerkt man in der Laus Nr. 2, die 9 Tage lang an demselben Kranken gesaugt hat. fast nur bipolargefärbte Kurzstäbchen bzw. Olivenformen.“ Die Autoren folgern hieraus, daß „die letzteren Formen aus den ersteren entstehen“. Da außerdem OTTO und ZETTNOW in Organen fleckfieberkranker Menschen und Meerschweinchen ähnliche Stäbchen und Fäden gesehen haben, so sprechen sie die Rickettsien als „Entwicklungsformen“ eines Mikroorganismus an, „der zwar kein Protozoon. aber auch kein gewöhnlicher Spaltpilz ist“. Auch die von ROCHA-LIMA erwähnten streptococcenähnlichen Kettenformen müssen zur

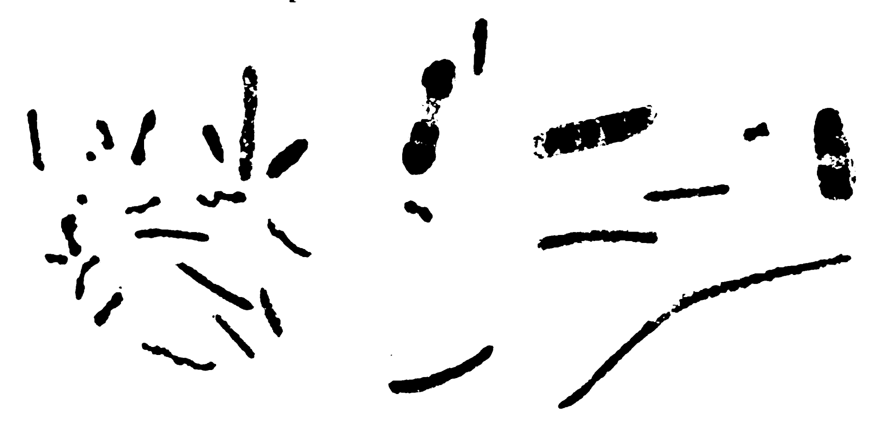


Fig. 4a. Fig. 4b.

Fig. 4a. X 19 auf Blutagar. Beginnende Quellung und Fadenbildung. 1,5 mm, ZEISS Comp. Oc. 18.

Fig. 4b. X 19 in der Laus, 24 Stunden nach der Infektion. Deutliche Aufquellung und Fadenbildung nebeneinander. 1,5 mm, Comp. Oc. 18.

Vorsicht in der Beurteilung mahnen; denn die nicht seltene Verbindung einer Reihe von Rickettsien zu meist winklig gekrümmten fadenartigen oder netzartigen Verbänden wird man wohl kaum als streptococcenähnlich bezeichnen können.

Besonders der von OTTO und DIETRICH ihrer Beobachtung gegebenen Deutung möchte ich nicht ohne weiteres Folge leisten. Vielleicht geben meine Experimente den Schlüssel zum Verständnis dieser merkwürdigen Erscheinung, die mir vor allem mit den Untersuchungen ROCHA-LIMA's im unvereinbaren Widerspruch zu stehen

scheint und mühelos erklärt werden könnte durch eine ungewöhnlich starke Entwicklung des WEIL-FELIX'sche Bacillus bei gleichzeitiger *Rickettsia*-Infektion der Laus. Eine sorgfältige Nachuntersuchung der betreffenden Präparate wird wohl eine Entscheidung darüber bringen können.

Nach meinen eigenen an natürlich infizierten Fleckfieberläusen gesammelten Erfahrungen liegt die Annahme sehr nahe, daß die *Rickettsia*-Infektion der Laus das Wachstum des X 19 hemmt. In natürlich infizierten Fleckfieberläusen habe ich persönlich niemals die langen gequollenen Fäden beobachtet, die im reinen Versuch ja schon nach Stunden auftreten, dagegen öfters vereinzelte Formen, die von dem sehr einheitlichen Typus der *Rickettsia* abwichen und nach meinen jetzigen Erfahrungen in den Formenkreis des X 19 gehören können. Jedoch sind zu weiterer Klärung genaue Untersuchungen vieler Fleckfieberläuse an guten Zupfpräparaten notwendig.

Man muß jedenfalls an die Möglichkeit denken, daß die Mischinfektion der Fleckfieberläuse mit X 19 ihren häufigen Tod verursacht; denn ich habe andererseits eine ganze Reihe von Fleckfieberläusen gesehen, die noch lange nach der Entfieberung am Kranken gesammelt eine starke Rickettsieninfektion aufwiesen.

Die Durchführung meiner Versuche hat nicht zu einer Fleckfiebererkrankung geführt, jedoch hatte ich in den ersten 14 Tagen 3mal Temperatursteigerung auf 37,3° bzw. 37,2°, ohne daß sich sonst ein Grund für diese Erhebung der Temperatur über die sonst regelmäßig 36,8° betragende Nachmittagtemperatur finden ließ. Auch bestand öfters ein leichtes Unbehagen mit Druck im Epigastrium. Da ich andererseits im höchsten Maße der Infektionsgefahr ausgesetzt gewesen wäre, wenn der X 19 „der Erreger des Fleckfiebers" wäre, und ich wohl ohne Frage weit mehr Bakterien ins Blut bekommen habe, als zur Fleckfieberinfektion genügen müßten (wenige Stiche in einem mir bekannten Fall eines Arztes, der ganz vorübergehend den Bissen einer infizierten Laus ausgesetzt war), so kann man wohl daraus schließen, daß der X 19 für den gesunden Menschen nicht pathogen ist, daß im Körper eines kräftigen Menschen die Keime unserer früheren Voraussetzung nach überhaupt nicht zur Vermehrung kommen und demzufolge schließlich auch keine Abwehrkräfte gegen ihn mobil gemacht werden. So fehlte auch in meinem Falle trotz mehrfacher Untersuchung eine Agglutination.[1])

[1]) In der 4. Versuchsreihe ergab sich bei Prüfung der Komplementablenkung.



Finden wir also den Proteus im Blut und einen positiven Weil-Felix bei anderen Erkrankungen als beim Fleckfieber, sowie bei hochgradiger Erschöpfung (DIENES), so müssen wir gemäß unserer früheren Annahme daran denken, daß die Schwächung der Abwehrkräfte dem X 19 eine gewisse Pathogenität verleitet. Dies steht mit den serologischen Tatsachen in gutem Einklang und wird auch durch den kulturellen Nachweis der Bakterien in Leichenorganen, sowie in einem komplizierenden Absceß gestützt. Natürlich ist es heute nicht möglich, sich eine Vorstellung davon zu machen, welchen Anteil der X 19 an dem klinischen Bilde des Fleckfiebers nimmt. Nur Experimente mit Reinkulturen von Rickettsien (in der Laus oder im Reagensglas) könnten darüber endgültige Klarheit bringen.

Eine Prüfung des PLOTZ'schen Bacillus mit gleicher Methodik würde zum Ziele führen, falls sich die POPOFF'sche Hypothese bewahrheitet.[1])

Ihr Prüfstein wird sein, ob der PLOTZ'sche Bacillus sich in der Laus so entwickelt, wie es ROCHA-LIMA für die *Rickettsia prowazeki* dargestellt hat. Darübe hoffe ich in Bälde berichten zu können.

Zusammenfassung.

1. Es wird hingewiesen auf den Widerspruch, der in der Annahme liegt, daß sterile Läuse sich an gesunden Menschen mit Rickettsien infizieren, da dies Häufung der betreffenden Rickettsien in der Zirkulation des menschlichen Wirtes zur Voraussetzung hat.

2. Der Rickettsienbefund beim wolhynischen Fieber läßt sich nicht gegen die Bedeutung der *Rickettsia prowazeki* anführen.

3. Zur Lösung der Frage nach der Bedeutung der einzelnen im Fleckfieberblut nachgewiesenen Organismen für die Pathogenese der Krankheit wird die Methode der künstlichen Infektion der Laus mit Reinkulturen vorgeschlagen und für *Bacterium proteus* X 19 durchgeführt.

---

mit 1 Öse Kultur X 19: starke Hemmung
„ 2 „ „ „ „ : noch stärkere Hemmung.

Serum hemmte für sich auch in doppelter Dosis die Hämolyse nicht, ebensowenig das Antigen. Herr Oberarzt Dr. DEMBOWSKI hatte die große Freundlichkeit die serologischen Untersuchungen auszuführen.

[1]) Gegen diese spricht jedoch, daß es DIETRICH (Deutsche med. Wochenschr. 1916 Nr. 51) durch Vorbehandlung von Kaninchen mit PLOTZ'schen Bazillen nicht gelang, im Serum der Tiere die Bildung von Agglutininen gegen Rickettsien des Läusedarmes hervorzurufen. Dagegen agglutinierte Kaninchenserum nach vorbehandelnder Einspritzung von Rickettsienaufschwemmungen diese in Verdünnungen bis 1 : 200.



4. Es ergibt sich, daß X 19 und *Rickettsia* nicht identisch sind und daß X 19 in der Laus charakteristisches Wachstum zeigt, welches in längstens 3×24 Stunden zum Tode der Versuchsläuse führt.

5. Es ist wahrscheinlich, daß gleichzeitige *Rickettsia*-Infektion der Laus die Entwicklung des *Proteus* hemmt.

6. Es erscheint sehr wahrscheinlich, daß die beschriebenen Stäbchen- und Fadenformen in *Rickettsia*-Läusen zum Teil nicht in den Formenkreis der *Rickettsia*, sondern in den des *Proteus* gehören.

7. Auf Grund eines Selbstversuches, bei dem 72 mit X 19 künstlich infizierte Läuse 3 Wochen lang gefüttert wurden, erscheint es äußerst unwahrscheinlich, daß X 19 für den gesunden Menschen pathogen ist.

8. Aus bestimmten klinischen Beobachtungen läßt sich vermutungsweise folgern, daß eine primäre Erkrankung oder starke Schwächung des Körpers dem *Proteus* eine gewisse Pathogenität verleihen kann. (G.C.)

Besprechungen.

Johannes Buder: Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 58 1917 p. 105—220, 13 Textfig.

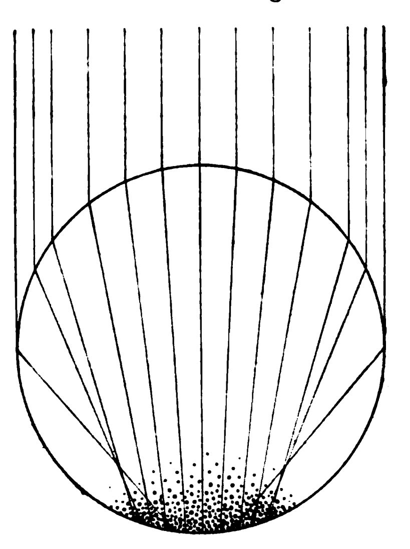
Nachdem BUDER in einem kürzlich hier besprochenen Aufsatz (H. 2, S. 262) die Phobophototaxis der Purpurbakterium, die nur bestimmte Reaktionen auf plötzliche Änderungen der Helligkeit auszuführen vermögen, geschildert hatte, beschäftigt er sich in der vorliegenden Arbeit mit der Topophototaxis einiger grüner Flagellaten, die die Fähigkeit haben, sich in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen und auf die Lichtquelle zu- oder von ihr wegzuschwimmen.

Daß viele Organismen diese Fähigkeit haben, hatte man schon seit langem aus ihrem Verhalten bei einseitig einfallendem Licht, etwa in einem am Fenster stehenden Gefäße, geschlossen. Da sie aber in diesem Falle von unendlich vielen, aus verschiedenen Richtungen kommenden Strahlen getroffen werden, so stellte BUDER seine Versuche im Dunkelzimmer bei parallelem Lichte an. Auf die Methodik kann hier nicht näher eingegangen werden. Erwähnt sei aber, daß es mit verhältnismäßig einfachen Mitteln gelang, sowohl die Richtung des einfallenden Lichtes wie die Schwimmrichtung der Organismen bis auf einzelne Grade genau zu bestimmen. Dabei wurde nicht eine einzelne Flagellate ins Auge gefaßt, sondern die Schwimmrichtung des ganzen Schwarmes, „etwa so, wie man auf einer Brücke stehend mit einem Stabe die Richtung eines darunter hinwegschwimmenden Schwarmes Fische anzeigen kann“.

Zunächst wurden die Organismen — es handelt sich um verschiedene Arten von *Euglena*, *Carteria*, *Chlamydomonas*, *Trachelomonas*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Volvox* und noch einige andere, die alle prinzipiell gleich reagierten — einem einzelnen parallelen Lichtbündel ausgesetzt. Es zeigte sich dabei, daß die Abweichung von der Lichtrichtung durchschnittlich weniger als eine Winkelminute betrug, woraus vor allem die Brauchbarkeit der angewandten Methodik erhellte. Im übrigen war das Ergebnis natürlich vorauszusehen. Auch die zweite Versuchsreihe, in der ein einzelnes divergierendes Lichtbündel zur Anwendung kam, zeigte nichts Über-

raschendes: Die Flagellaten stellten sich in die Richtung der divergierenden Strahlen ein, wobei die positiven nach der Lichtquelle hin, die negativen von ihr fortschwammen. Von größerem Interesse sind jene Versuche, die das Verhalten in konvergentem Lichte zum Gegenstande haben. Dabei müssen z. B. die negativen Organismen, wenn sie wirklich, der Richtung der Lichtstrahlen folgend, von der Lichtquelle fortschwimmen, in immer hellere Orte kommen, wie man ohne lange Beschreibung am besten aus der nebenstehenden BUDER'schen Figur erkennt. Andererseits verlassen positive Organismen die hellste Stelle im Verfolg ihrer topotaktischen Einstellung und schwimmen zu der weit weniger hellen Vorderseite.

Mit Rücksicht auf die Verhältnisse in der freien Natur und auf den eingangs erwähnten phototaktischen Grundversuch am Laboratoriumsfenster, in welchen Fällen die Organismen immer von zahlreichen verschieden gerichteten Strahlen getroffen werden, war es besonders wichtig die Reaktionen unter derartigen, aber genau kontrollierbaren, Bedingungen kennen zu lernen. Zunächst wurden die Flagellaten deshalb zwei sich senkrecht kreuzenden Lichtbüscheln gleicher Intensität ausgesetzt. Das Resultat entsprach den Erwartungen: Die Organismen stellten sich in die Winkelhalbierende der beiden Lichtbüschel ein und zwar so genau, daß in zwei Versuchsreihen die durchschnittliche Abweichung 0^0 und in einer dritten nur $^1/_4{}^0$ betrug. Hieraus ergab sich dann die Aufgabe, festzustellen, welcher Weg eingeschlagen wird, wenn die Objekte von zwei sich senkrecht kreuzenden Lichtbüscheln verschiedener Intensität getroffen werden. In diesem Fall nähert sich die Richtung der des einen Lichtbüschels



um so mehr, je größer die von ihm bewirkte Beleuchtungsstärke im Vergleich zum andern Lichtbüschel ist. Das wurde an verschiedenen Objekten konstatiert, die eine erfreuliche Übereinstimmung zeigten. Die gegenseitige Abhängigkeit der Schwimmrichtung und der Beleuchtungsintensitäten ließ sich weiterhin genau gesetzmäßig formulieren. Wenn man nämlich sich die Lichtquellen (rein bildlich genommen) als den Sitz einer Kraft vorstellt, die den Organismus mit einer der jeweiligen Beleuchtungsstärke proportionalen Intensität anzieht oder abstößt, so kann man ein Kräfteparallelogramm konstruieren, aus dem sich die theoretische Schwimmrichtung leicht berechnen läßt. Der Vergleich zwischen den empirischen und den berechneten Werten zeigte, daß die durchschnittliche Differenz zwischen ihnen nicht größer als höchstens $^1/_8{}^0$ ist. „Die Organismen stellen sich also in die Richtung ein, die dem Winkel der Resultante im Kräfteparallelogramm entspricht; oder anders ausgedrückt,

sie schwimmen auf die Lichtquellen zu oder von ihnen weg in der Diagonale eines Rechteckes, dessen Seitenlängen den wirksamen Beleuchtungsstärken entsprechen." Dieses „Resultantengesetz", wie es BUDER nennt, fand er auch bei der Einwirkung zweier sich schiefwinkelig kreuzender Büschel verschiedener Intensität bestätigt. Fügen wir endlich hinzu, daß einige weniger exakt ausgeführte Versuche im diffusen Tageslicht und hinter den bekannten OLTMANNS'schen Tuschekeilen die quantitative Gültigkeit des Gesetzes auch gegenüber zahlreichen verschieden hellen und verschieden gerichteten Büscheln äußerst wahrscheinlich macht, so erkennen wir, daß ihm wohl eine generelle Bedeutung für die Topophototaxis grüner Flagellaten zugeschrieben werden kann.

Auf die Beziehungen des Resultantengesetzes zum Photo- und Geotropismus, zum Sinus- und Reizmengengesetz höherer Pflanzen einzugehen, ist hier nicht der Ort.

In einem zweiten Teile beschäftigt sich BUDER in hauptsächlich theoretischen Auseinandersetzungen mit den phototaktischen Versuchen früherer Forscher. Dabei kommt er zur Ablehnung der „Optimumtheorie", nach der die positiven und negativen Reaktionen nichts weiter sind als Versuche, den Ort optimaler Helligkeit zu erreichen. Das ist verständlich, da seine Versuche gezeigt haben, daß die Organismen manchmal gerade umgekehrt Bewegungen machen, die sie vom „Optimum" noch weiter abführen, als sie sich anfänglich befanden (s. die Figur). In der alten Frage, ob der Intensitätsabfall oder die Strahlenrichtung die Ursache der phototaktischen Perzeption ist, entscheidet er sich, trotzdem gerade seine Versuche die Wichtigkeit der Strahlenrichtung erkennen lassen, doch dahin, daß letzten Endes die Verschiedenheit der pro Zeiteinheit auf die einzelnen Flanken auffallenden Lichtmenge der wesentliche Punkt für die Auslösung der Reaktionen ist. Den Schluß des zweiten Teiles bildet ein Kapitel, in dem er auf die Bemühungen von JENNING's, die topotaktische Reaktionsweise auf phobotaktische Reaktionen zurückzuführen, eingeht und zu einem von dem des amerikanischen Forschers ziemlich abweichenden Standpunkt kommt. NIENBURG.

M. Hartmann: Die Kernteilung von *Chlorogonium elongatum* DANG. Vorl. Mitteil. Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin 1916 p. 347—351, 8 Textfig.

Aus dieser „Vorl. Mitteil." geht hervor, daß die genannte Volvocacee ebenso wie das seinerzeit von DANGEARD untersuchte *Chl. euchlorum* bei der Mitose deutliche Chromosomen bildet. Meist waren ebenso wie auch bei den verwandten *Chlamydomonas*-Arten deren 10 zu konstatieren. Sie gehen ausschließlich aus dem „Außenkern" hervor, das Caryosom hat keinen Anteil daran. Diese für einen Botaniker anscheinend selbstverständliche Tatsache verdient trotzdem erwähnt zu werden, da in letzter Zeit gerade für Protisten auch der Fall beschrieben wurde, daß das Caryosom die Chromosomen liefern kann (cf. SCHÜSSLER u. HARTMANN für die Euglenoide *Scytomonas*. Arch. f. Protistenk. Bd. 38. Ref.)

Von besonderem Interesse ist die Entstehung der intranuclearen Spindel. An der Kernmembran markiert sich in den Prophasen ein „Centriol" (oder wie die Botaniker zumeist noch unexacter sagen: ein „Centrosom". Ref.). Zwischen ihm und den Chromosomen bildet sich darauf eine Halbspindel aus, dann teilt sich das Centriol, das eine Tochterkorn wandert an der erhalten bleibenden Kernmembran nach der entgegengesetzten Kernseite, und jetzt erst formt sich auch die zweite Halbspindel: die Spindel wird damit komplett.

Endlich verdient die Tatsache hervorgehoben zu werden, daß in den Telophasen die gesamten 10 Chromosomen sich zunächst in einem großen Binnenkörper vereinigen, der noch nicht als Caryosom gedeutet werden darf. Denn das echte Caryosom entsteht erst daraus, nachdem der Binnenkörper chromatische Bestandteile an den Außenkern abgegeben hat. Bei Safranin-Lichtgrün-Tinktion war der Farbenumschlag der sich grün färbenden abgespaltenen Körperchen gegen das rot bleibende Caryosom gut wahrzunehmen. G. TISCHLER (Hohenheim).

F. Doflein: Zuckerflagellaten (Untersuchungen über den Stoffwechsel farbloser Mastigophoren). Biol. Zentralbl. 36 S. 439—447.

Verf. berichtet hier über seine Kulturversuche an *Polytomella* (Polyblepharidinee), die er in Strohaufgüssen zog. In diesen verschwand sie unter den Zeichen des Nährstoffmangels sehr bald. Das Gleiche geschah auch in Kulturen, die aus getrockneten Cysten dieser Flagellate gewonnen wurden. Die Flagellaten gingen sichtlich an Erschöpfung der gebotenen Nährstoffe, wie auch der gespeicherten Reservestoffe ein. Anorganische Nährlösungen (KNOP-MOLISCH) ergaben das Gleiche. Dasselbe war der Fall in Nährlösungen mit Eiweißsubstanzen. So wurde Zuckerzusatz zu den Kulturen versucht. Diese Versuche ergaben nun, daß es in den erschöpften Kulturflüssigkeiten sowohl, wie auch in den verabreichten Nährlösungen der Zuckermangel war, der den Bestand der Polytomellen hinderte. Traubenzucker und Rohrzucker, aber auch Pentosen, wie Xylose und Arabinose (in letzteren beiden anscheinend noch besser) aber auch in Lävulose, Lactose und Maltose, ja sogar Dextrin schienen lebhaftes Wachstum zur Folge zu haben. Da in den Rohkulturen (gewonnen aus den Strohinfusen) tatsächlich reduzierende Substanzen mit der FEHLING'schen Reaktion nachweisbar waren, so liegt es nahe anzunehmen, daß die aus Stroh, Holz in Lösung gegangenen Pentosen das anfängliche Wachstum von *Polytomella* ermöglichten.

Demnach hätte der Chlorophyllverlust bei *Polytomella* zunächst zur Folge, daß die Flagellate nicht imstande ist, die ersten Produkte der CO_2-Assimillation — die löslichen Zucker — zu bilden, diese daher aus dem Medium in gelöster Form aufnehmen muß, um sie dann wie eine holophytische Pflanze in Form von Stärke zu speichern.

Ähnlich verhalten sich auch *Polytoma*, vielleicht auch *Chilomonas*, die wegen ihrer Gebundenheit an im Medium gelösten Zucker von DOFLEIN als „Zuckerflagellaten" bezeichnet werden.

Die Versuche DOFLEIN's wären von Wichtigkeit, gelänge es ihm diese ernährungsphysiologischen Beziehungen mit Sicherheit und einwand-

frei nachzuweisen. Das ist aber nicht der Fall: es handelt sich nur um eine gewisse Wahrscheinlichkeit. DOFLEIN arbeitet mit Rohkulturen, die manchmal „ziemlich sauber“ waren, und daneben noch Bakterien und Hefen enthielten, oft so sehr, daß der Flagellatenbestand dadurch in Frage gestellt war. Es waren auch vergährende Hefen dabei, die damit auch Glycerin bildeten — da *Polytomella* auch Glycerin zu verwerten scheint, so ergibt sich damit bereits eine empfindliche Fehlerquelle.

So handelt es sich bei den bisherigen Versuchen DOFLEIN's erst um orientierende Vorversuche in der gegebenen Richtung und je wichtiger gerade in bezug auf die physiologischen Zwischenstufen zur heterotrophen Lebensweise derartige Untersuchungen sind, um so mehr Sicherheit bedürfen sie zur allgemeinen Auswertung. DOFLEIN stellt aus sterilisierten Cysten gewonnene Reinkulturen in Aussicht; solange diese nicht in exaktester Form die gleichen Ergebnisse haben, solange erscheinen DOFLEIN's bisherige Mitteilungen nicht allgemeiner verwertbar, so interessant das ihnen zugrunde liegende Problem sein mag.

Noch zwei Bemerkungen möchte Ref. machen. Es erscheint ihm zunächst nicht ganz ausgemacht, daß es sich bei DOFLEIN's Versuchen tatsächlich um ARAGAO's Form handele, und nachdem, was Ref. an seiner *Tussetia* sah, können DOFLEIN's und ARAGAO's Angaben ganz wohl nebeneinander bestehen und sich auf 2 verschiedene Chlamydomonadinen beziehen, wenn Ref. auch glaubt, daß sich ARAGAO in bezug auf das Paraglykogen irrte und tatsächlich Volutin vorlag. In seiner vorläufigen morphologischen Studie über *Polytomella* — Zool. Anz. 36 — möchte DOFLEIN auch *Tetrablepharis* mit *Polytomella* vereinigen. Das wäre aber nur unter Außerachtlassung wichtiger morphologischer Details möglich.

Im Schlußabschnitte erwähnt DOFLEIN noch, daß uns die Angaben KLEBS', ZUMSTEIN's und TERNETZ' und von ihm selber Anhaltspunkte dafür geben, wie wir uns den Chromatophorenverlust vorstellen können. Dazu ist zunächst zu bemerken, daß sich auch noch andere Forscher mit diesem Problem beschäftigen und hier eine Reihe von Namen übergangen werden. Dann aber scheint dem Ref. gerade die von DOFLEIN berührte Möglichkeit des Chromatophorenverlustes durch Teilungshemmung keine große Bedeutung für das Zustandekommen farbloser Formen zu haben, obwohl diese Weise recht sinnfällig ist und für den, der das komplizierte Gebiet der Ernährungsphysiologie nicht ganz überblickt, auch eine große allerdings nur scheinbare Beweiskraft zu haben scheint. Das aber hat Ref. bereits an anderen Stellen auseinander gesetzt. A. PASCHER.

Hans Ziemann, Prof. Dr.: Die Malaria. MENSE, Handb. d. Tropenkrankh. V. Bd. 1. Hälfte. Leipzig, Johann Ambrosius Barth, 1917. XVIII und 490 S. mit 131 Abbild. im Text und 6 farbigen Tafeln. 32 Mk.

Die zweite Auflage der ZIEMANN'schen Monographie ist ein fast neues Werk geworden. Neu aufgenommen sind Kapitel über die Mücken und allgemeine Hämatologie. Nach Darstellung der Geschichte der Malariaforschung und der allgemeinen geographischen Beziehungen, gibt ZIEMANN eine eingehende Schilderung der Malariaparasiten, die viele dem

Praktiker oft unbekannte, wertvolle Angaben enthält z. B. SCHAUDINN's Entdeckung, daß das Malariapigment doppeltlichtbrechend ist.

Ausführlich besprochen werden Morphologie und Biologie der Malariaparasiten. ZIEMANN nimmt an, daß der junge Schizont mit der Nahrungsvakuole sich eine größere resorbierende Oberfläche schafft. Zur Frage, ob der junge Parasit während des ersten Teils seiner Entwicklung auf der Oberfläche des roten Blutkörperchens liegt und allmählich einsinkt oder ob er sofort eindringt, schließt Verf. sich für Tertiana- und Quartanaparasiten der letzteren Ansicht an; dagegen soll bei Perniziosa die erstere berechtigt sein. Daß eine Isogamie junger Parasiten stattfindet, wird bezweifelt. Nach Beschreibung der feineren Anatomie und der Kernteilung werden die Geschlechtsformen geschildert mit einer sehr übersichtlichen Gegenüberstellung ihrer Unterschiede untereinander und gegenüber den Schizonten.

Verf. teilt die Malariaparasiten in 3 Gruppen ein:

1. Tertianaparasiten mit 48stündiger Entwicklung (*Plasmodium vivax* (GRASSI u. FELETTI).

2. Quartanaparasiten mit 72stündiger Entwicklung (*Plasmodium malariae* LAVERAN).

3. Gruppe der Perniziosaparasiten (Aestivo-Autumnalparasiten der Italiener, Tropikaparasiten R. KOCH's).

Die dritte Gruppe (*Plasmodium immaculatum* SCHAUDINN) faßt ZIEMANN als eine besondere Gattung auf, charakterisiert durch ihre eigentümliche Gametenform, die Halbmonde. Die Speziesbezeichnung *immaculatum* lehnt er ab, da er nie das Pigment völlig hat fehlen sehen. Er nennt die Gattung *Laverania* nov. gen. und teilt diese ein in:

1. *Laverania malariae* nov. gen. nov. spec., den gewöhnlichen Perniziosa- (oder Tropika-)parasiten (Malignen Tertianparasiten der Italiener, wie er sich z. B. in Südeuropa und den meisten Tropengegenden findet.

2. *Laverania perniciosa* nov. gen. nov. spec. oder *Laverania malariae* (var. *perniciosa*) nov. gen. nov. spec. nov. var.

Bei der eingehenden Schilderung der Morphologie der verschiedenen Parasiten und ihrer Begleiterscheinungen (SCHÜFFNER'sche Tüpfelung, MAURER'sche Fleckung usw.) teilt Verf. mit, daß auch bei Quartanparasiten bei Verwendung einer alkalischen ROMANOWSKY-Färbung eine außerordentlich feine SCHÜFFNER'sche Tüpfelung auftritt. Unterschiede der neuen Spezies *Laverania perniciosa* nov. gen. nov. spec. gegen die gewöhnliche *Laverania malariae*:

1. Die Schizonten bilden statt schwarzen, bald klumpig werdenden anfangs mehr feinkörniges, braunschwarzes Pigment. Die Klumpung tritt später ein und ist nicht so stark wie bei *Lar. mal.*

2. Die Schizonten verschwinden fast durchgehends, wenn sie die Größe der pigmentierten Siegelringformen erreicht haben, aus dem peripheren Blut.

3. Die Messingfarbe der durch italienische Perniziosaparasiten infizierten roten Blutkörper, kommt in Neu-Guinea nie zur Beobachtung.

4. Die reifen Schizonten der Perniziosa in Neu-Guinea scheinen bereits zur Schizogonie kommen zu können, wenn sie erst $^1/_3$—$^1/_2$ des roten Blutkörperchens erfüllt haben.

5. Die Kernteilung scheint im allgemeinen schon früher einzutreten und die Zahl der Merozoiten 16 selten zu überschreiten.

6. Die Halbmondbildung scheint wenigstens an Ort und Stelle in Westafrika erheblich seltener als bei der gewöhnlichen *Laverania*. Kommt es aber zur Bildung von Halbmonden, so sind sie kleiner und plump, nie sichelförmig.

ZIEMANN erwähnt seinen kameruner Befunden ähnliche von MARCHOUX am Senegal und MINE in Formosa. Von Parasitenformen, deren Stellung noch unsicher ist, werden mitgeteilt:

1. Ein Befund ZIEMANN's in Kamerun. Jugendstadien einer Perniziosa mit ungewöhnlich starker Chromatinentwicklung (Mutation? Ref.). Klinisch zeichneten sich diese (zwei) Fälle durch besondere Hartnäckigkeit und Chininfestigkeit aus. Die Ringform unterschied sich nicht von den sonst beobachteten.

2. *Plasmodium tenue* STEPHEN's 1914 aus Chartum und Indien.

3. *Plasmodium vivax* (var. *minuta*) EMIN von der Insel Kamaran im roten Meer.

4. *Plasmodium kaukasium* (MARZINOWSKI).

Eine Tabelle über Differenzialdiagnose der im Blute vorkommenden Parasitenform ist recht übersichtlich und wertvoll für die praktische Laboratoriumsarbeit. Die Parthenogenese der Macrogameten (GRASSI, SCHAUDINN) lehnt ZIEMANN für die Mehrzahl der Rezidive ab. Er nimmt mit ROSS an, daß überwiegend noch Schizonten sich im Blute befinden.

Bei der Sporogonie werden mit einer Abbildung die ROSS'schen Keime besprochen, die RUGE für Degenerationsformen, NOJA für einen Parasiten der Gattung *Nosema* hält.

In den folgenden Kapiteln finden sich Angaben über die Abhängigkeit der Sporogonie von klimatischen Einflüssen, die geographische Verbreitung der einzelnen Malariaparasitenarten, Mischinfektion. LAVERAN's (übrigens noch in letzter Zeit wiederholt ausgesprochene. Ref.) Ansicht, daß die verschiedenen Parasiten nur verschiedene Ausdrucksformen derselben Art wären, wird energisch abgelehnt.

Von den Versuchen zur Kultur von Plasmodien in vitro beschreibt ZIEMANN die BASS'sche Methode mit Dextrosezusatz zum Blut und eine eigene Modifikation derselben. Er nimmt bei der Weiterimpfung inaktiviertes Serum und empfiehlt, die Kultur während der Apyrexie d. h. nach dem Anfall anzulegen, wenn schon etwas größere Ringe bzw. Siegelringformen aufzutreten pflegen. Von den Ergebnissen der Kulturversuche erscheint besonders wichtig, daß die verschiedenen Parasiten dasselbe morphologische Verhalten wie im peripheren Blut zeigen, z. B. Tertianparasiten SCHÜFFNER'sche Tüpfelung, Perniziosaparasiten MAURER'sche Fleckung. Die Angaben über Sporulationszeit schwanken nach der Temperatur des Brutschranks. Isogamie junger Schizonten wurden nicht beobachtet.

Das 5. Kapitel enthält eine eingehende Beschreibung der Anophelinen; ihre Morphologie und Biologie, Stellung im zoologischen System, eine Liste der Malaria übertragenden und einiger nicht Malaria übertragenden Anophelinen, Fang, Zucht, Konservierung und Sektion der Mücken, Zusammenstellung von Parasiten, Zellen und anderen Gebilden,

welche bei der Sektion mit Oocysten bzw. Sporozoiten verwechselt werden können.

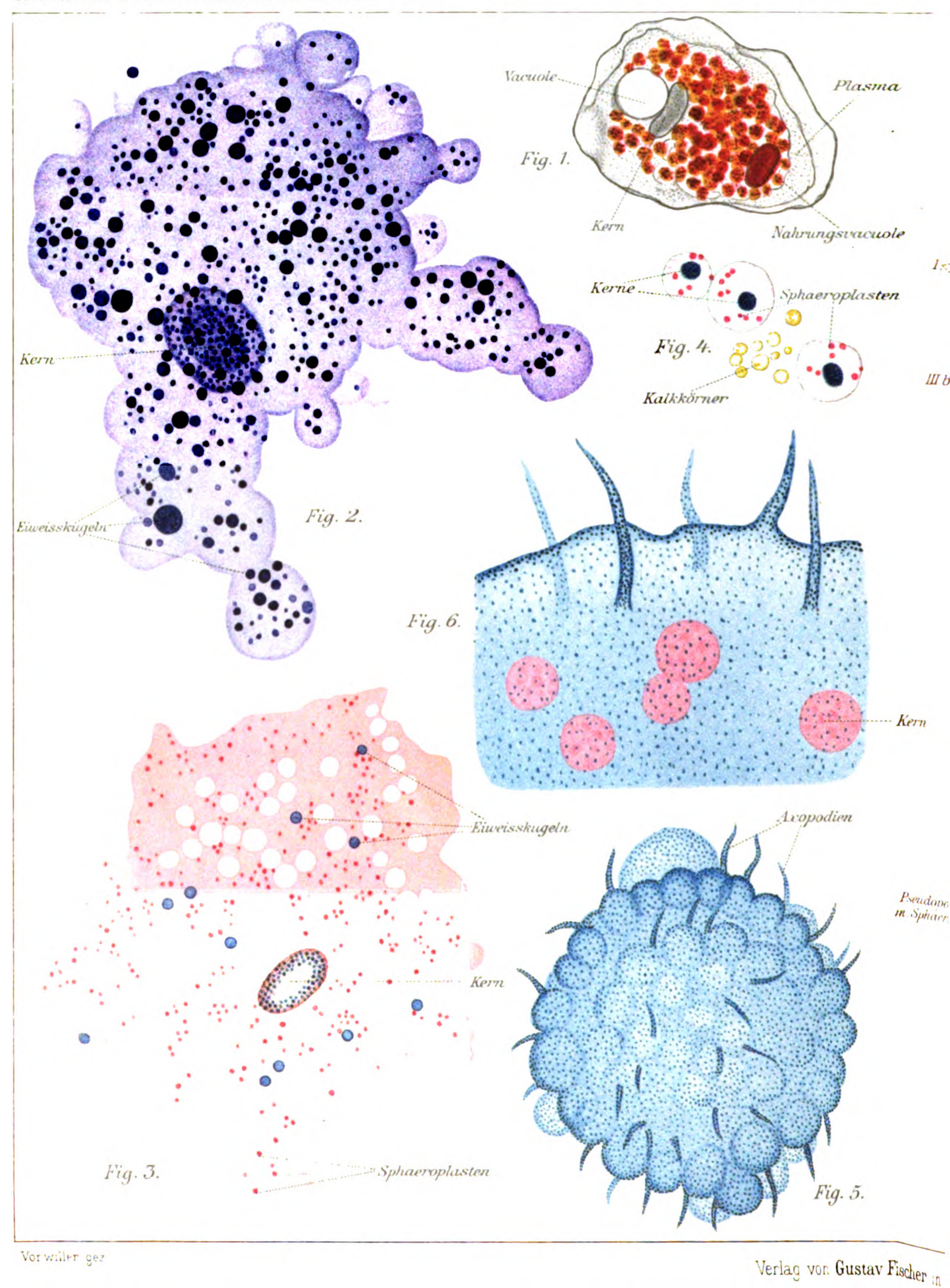
Das 6. Kapitel behandelt Inkubation und künstliche Überimpfung der Malaria, das 7. Kapitel die Epidemiologie. Im 8. Kapitel werden die Untersuchungsmethoden besprochen. ZIEMANN betont mit Recht, daß die Blutentnahme am Ohrläppchen der leider noch weit verbreiteten aus der Fingerbeere vorzuziehen ist. „Will man die Bildung vom Geißeln (Microgameten) bei Malariaplasmodien beobachten, haucht man den Objektträger vorher an, ehe man das Deckgläschen auf denselben fallen läßt." Nach Beschreibung der Ausstrichmethoden werden die üblichen Fixationsmittel aufgeführt. Bei den Färbungen hebt ZIEMANN hervor, daßs die MANSON'sche Boraxmethylenblaufärbung für praktische Fälle völlig ausreicht und daher vor allem zu üben ist. Da nach den Erfahrungen des Ref. dem weniger in der Malariadiagnose Geübten das Erkennen der verschiedenen Formen größere Schwierigkeiten macht als bei den ROMANOWSKY-ZIEMANN- oder GIEMSA-Präparaten wäre es sehr zu begrüßen, wenn eine spätere Auflage auch eine bunte Tafel nach MANSON-Färbung enthielte. Von Anreicherungsmethoden beschreibt ZIEMANN den dicken Tropfen und das Zentrifugieren. Sehr zweckmäßig ist eine kurze Übersicht über die allgemeine Biologie des Blutes.

Pathologie, Therapie und Prophylaxe der Malaria finden eine ausführliche Darstellung.

Da die Malaria durch den Krieg erheblich in den Mittelpunkt des Interesses gerückt ist, werden Zoologen und Mediziner in gleicher Weise begrüßen, daß das ZIEMANN'sche Buch trotz der schwierigen Verhältnisse jetzt erschienen ist. Die klare, übersichtliche und erschöpfende Darstellung sowie die mustergültigen Abbildungen, die teils nach Zeichnung, teils nach Naturfarbenphotographien hergestellt sind (ROMANOWSKY-ZIEMANN- oder GIEMSA-Färbung, werden es zu einem unentbehrlichem Nachschlagewerk für jedes Malarialazarett und Laboratorium machen. Ein reiches Literaturverzeichnis erleichtert das Studium der Originalarbeiten.

FRITZ LEVY-Berlin (z. Zt. Bromberg).

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S



Vorwiller gez.

Verlag von Gustav Fischer in

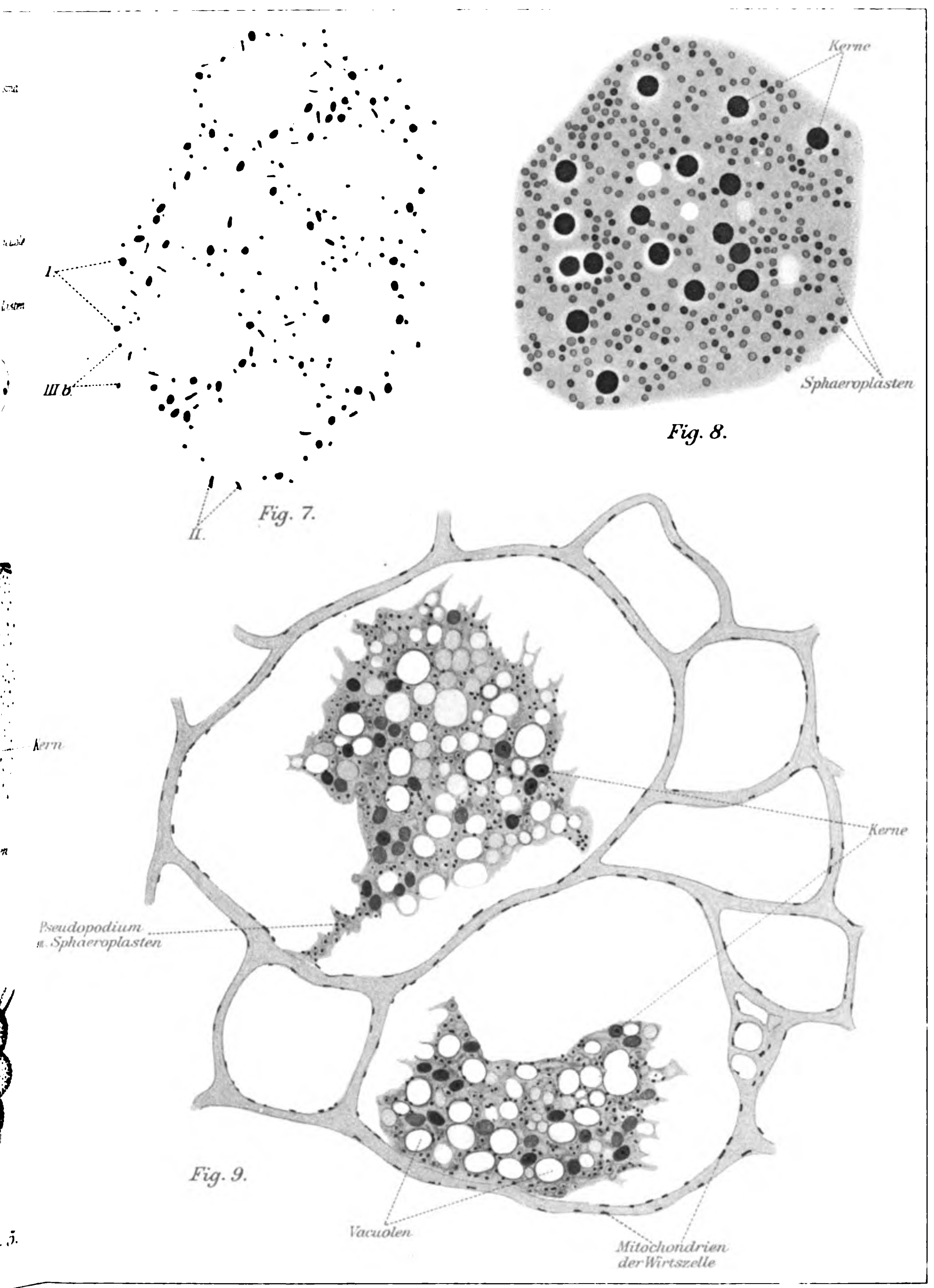


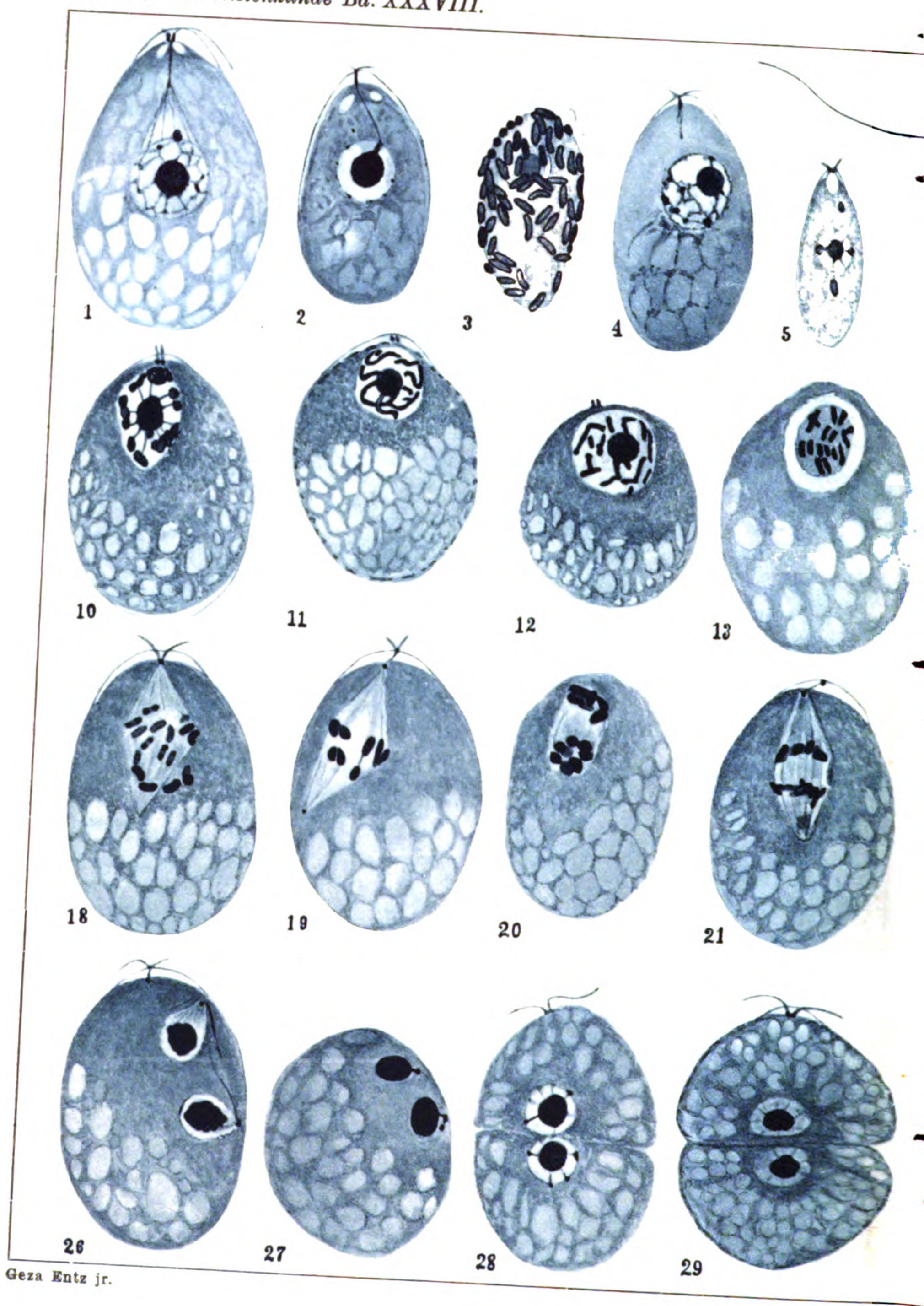
Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

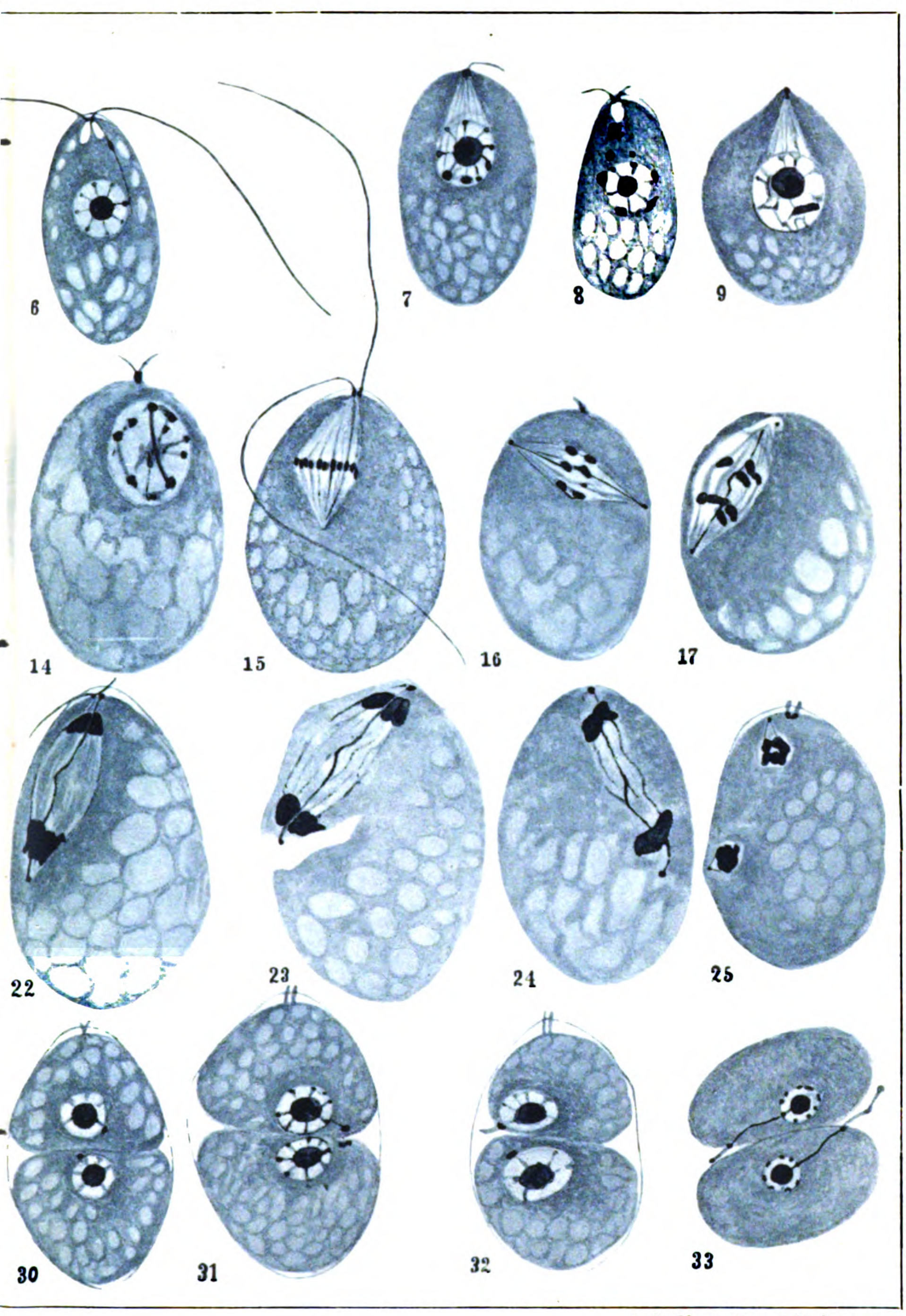
Gustav Fischer in Jena

Lith Anst v K. Wesser, Jena



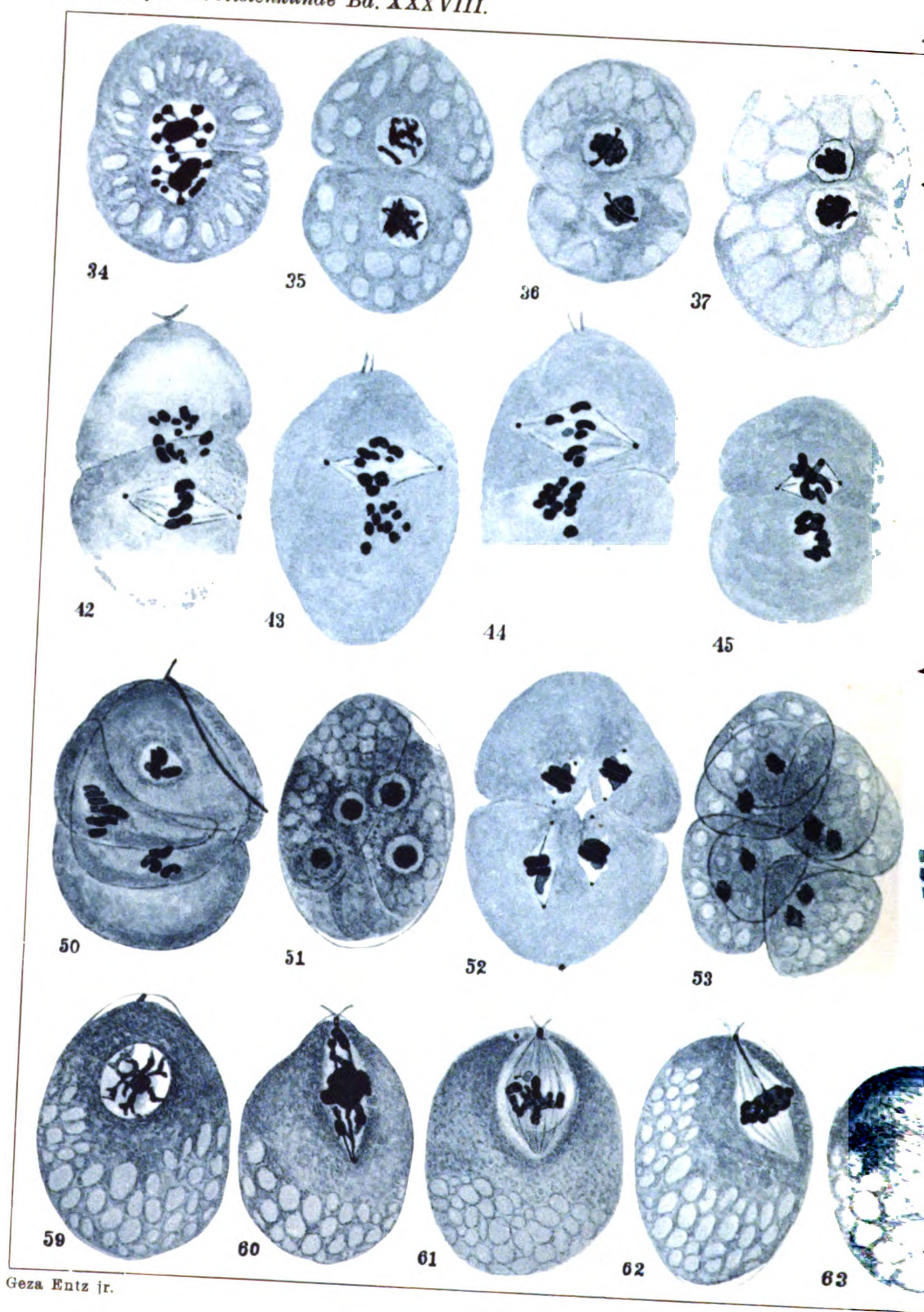
Geza Entz jr.

Verlag von **Gusta**

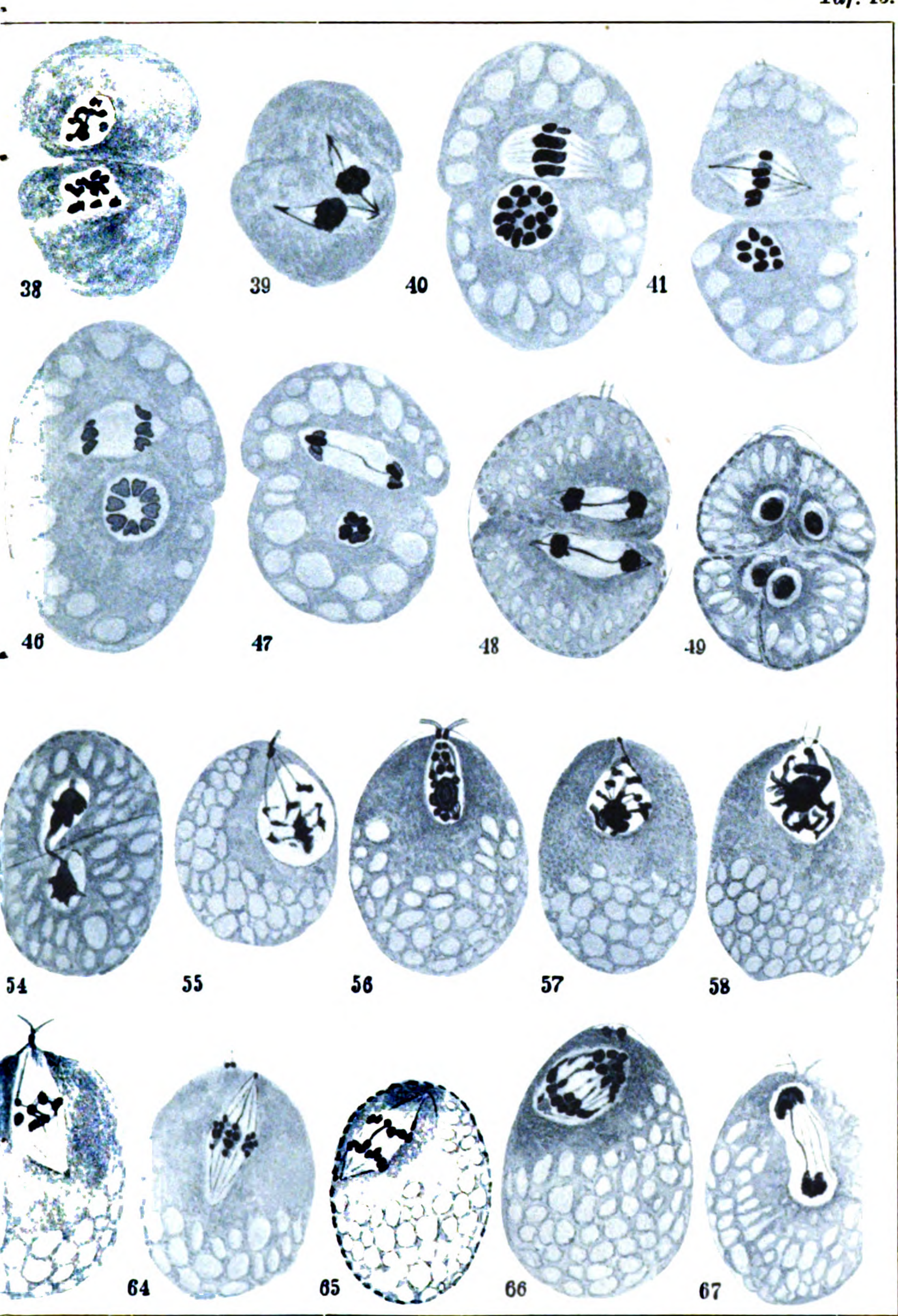


J. B. Obernetter, München, repr.

Fischer in Jena.



Verlag von Gusta



J. B. Obernetter, München, repr.

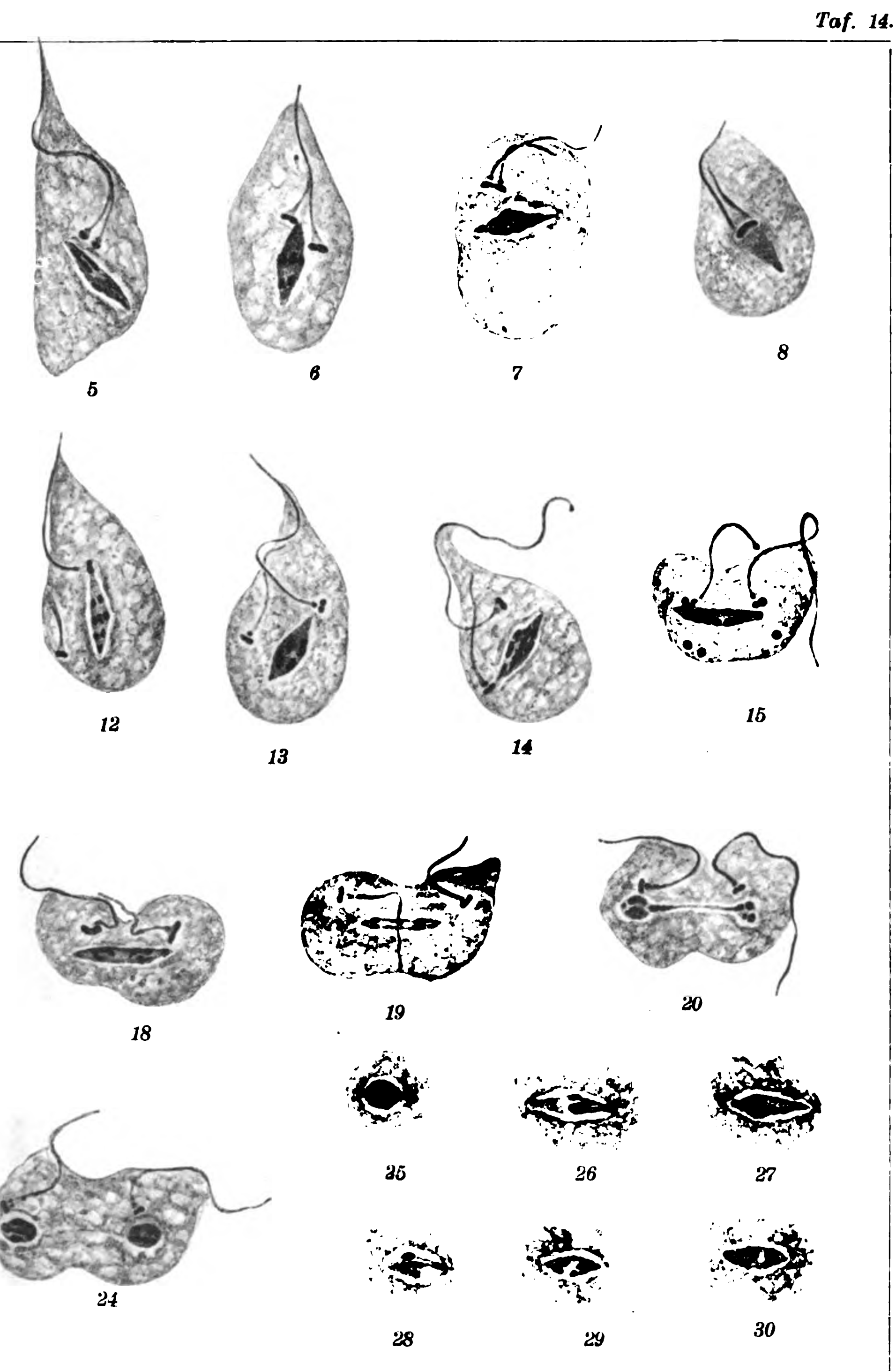
v Fischer in Jena.



Krause gez.

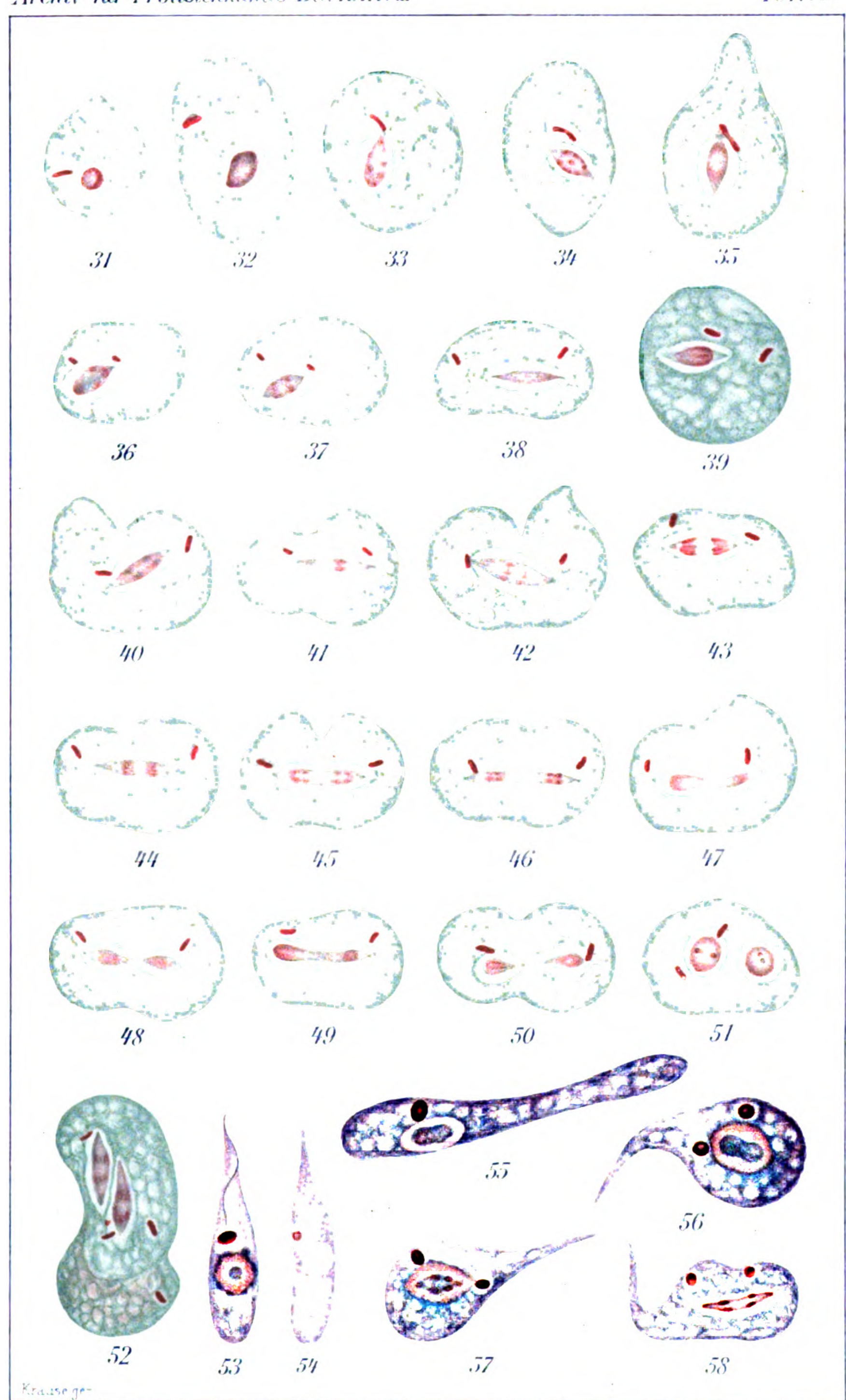
Hartmann u. Nöller.

Verlag von Gustav



r Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, repr.


31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
Krause gez.



